



THESE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE TOULOUSE

Délivré par l'Université de Toulouse III – Paul Sabatier

Discipline ou spécialité : Ecologie Fonctionnelle

Présentée et soutenue par Jérémy JABIOL

Le 8 novembre 2010

Titre : Biodiversité et décomposition des litières dans les cours d'eau
Influence des interactions trophiques

JURY

Régis Céréghino (Président du Jury)

Eric Chauvet (Directeur de thèse)

Michaël Dobson (Examineur)

Mark Gessner (Examineur)

Stephan Hättenschwiler (Rapporteur)

Pierre Marmonier (Rapporteur)

Ecole Doctorale : SDU2E

Unité de recherche : Ecolab – Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle (UMR 5245)

Directeur de Thèse : Eric Chauvet

Rapporteurs : Stephan Hättenschwiler et Pierre Marmonier

*You are not a beautiful and unique snowflake. You are the same decaying organic matter
as everyone else, and we are all part of the same compost pile.*

Chuck Palahniuck, Fight Club



THESE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE TOULOUSE

Délivré par l'Université de Toulouse III – Paul Sabatier

Discipline ou spécialité : Ecologie Fonctionnelle

Présentée et soutenue par Jérémy JABIOL

Le 8 novembre 2010

Titre : Biodiversité et décomposition des litières dans les cours d'eau
Influence des interactions trophiques

JURY

Régis Céréghino (Président du Jury)

Eric Chauvet (Directeur de thèse)

Michaël Dobson (Examineur)

Mark Gessner (Examineur)

Stephan Hättenschwiler (Rapporteur)

Pierre Marmonier (Rapporteur)

Ecole Doctorale : SDU2E

Unité de recherche : Ecolab – Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle (UMR 5245)

Directeur de Thèse : Eric Chauvet

Rapporteurs : Stephan Hättenschwiler et Pierre Marmonier

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier ceux à qui je dois le fait d'avoir pu réaliser l'ensemble de mes travaux. A ce titre, Eric Chauvet pour m'avoir encadré, pour la confiance dont il m'a témoigné pour m'avoir guidé sur le droit chemin tout au long de ma thèse et qui a, de fait, largement contribué à sa réussite. Merci à Stephan Hättenschwiler qui en tant que coordinateur du projet Biocycle a su déployer l'énergie suffisante et nécessaire au bon déroulement d'un projet d'une telle envergure. Merci encore à lui ainsi qu'à Pierre Marmonier, Michael Dobson, Régis Céréghino, Mark Gessner et Eric Chauvet d'avoir accepté d'être respectivement les rapporteurs et les membres du jury destiné à évaluer l'ensemble de ces travaux.

Je remercie également Régis Céréghino, qui m'a, à ma grande satisfaction, encouragé à poser ma candidature pour ce sujet de thèse.

Mes rapports avec l'ensemble des membres du projet Biocycle ont été aussi enrichissants qu'agréables, et je tiens à remercier tout particulièrement Tanya Handa qui a épaulé Stephan avec zèle, efficacité et bonne humeur. Un remerciement tout particulier est également décerné à tous ceux du projet Biocycle avec qui j'ai établi des contacts privilégiés, et qui ont participé de manière significative à ma réflexion sur l'ensemble de ces travaux ainsi qu'à leur réalisation. Je pense notamment à Mark Gessner et Brendan McKie pour leur contribution manifeste et stimulante sur plusieurs expériences, ainsi qu'à Andi Bruder et André Barbosa pour avoir partagé avec moi de longues journées (et nuits) exaltantes. Puissions nous nous retrouver une fois encore ensemble, les pieds dans l'eau, le nez au vent et la bière au frais.

Merci à Didier et Sylvain pour m'avoir donné des coups de main conséquents sur le terrain comme au labo, mais aussi pour les cafés, crumbles, sushis, pavés de biche et fromages que

j'ai apprécié déguster en leur agréable compagnie. Merci aussi à tous ceux qui ont à l'occasion donné un coup de mains à mes manips, et bien sûr en particulier à Caro et Marion pour l'efficacité et la dévotion (à leur travail j'entends) dont elles ont su faire preuve.

Merci à l'ensemble du personnel administratif, Christiane Tertre, Daniel Boutaud, Catherine Monier, Annie Cazals, Marie-Hélène O'Donoghue et Régine Legoff pour m'avoir démontré combien une équipe efficace était Ô combien appréciable.

Merci aux collègues doctorants et post-doctorants, et bon courage pour la suite. En particulier à Marion, Clément, Anne et Mélanie pour les pauses café et la bonne humeur, à Julien pour m'avoir supporté en face de lui toutes ces années, et à Clothier pour m'avoir appris la puissance et la beauté des mots.

Merci à toutes les oreilles attentives qui ont grandement contribué, par leurs remarques constructives, à l'élaboration de la présentation orale de ces travaux. Je cite par ordre alphabétique (pas de jaloux) Jean-Daniel Bontemps, Marie Charru, Bruno Ferry, Jean-Claude Gégout, Bernard Jabiol, François Lebourgeois, Pierre Mérian et Jean-Claude Pierrat.

Je ne pourrais pas ici ne pas remercier Hélène, les colocos, les copains, toute l'équipe du Dub', la famille ainsi que les chanoines de l'Abbaye de Leffe qui ont tous à leur manière contribué au bon déroulement de ma thèse en m'apportant la distraction et l'évasion nécessaire pour garder les pieds sur terre. Merci à eux pour leur soutien et leur patience.

Merci enfin à toutes les bestioles du Rémillassé, Bach, Lachein, Maureillas et Rieutort qui se sont plus que quiconque d'autre investies corps et âme dans le bon déroulement de mes projets.

RESUME

Le domaine de l'écologie est traditionnellement scindé en deux disciplines distinctes : l'écologie des communautés, qui décrit la structure des communautés naturelles et identifie les facteurs qui en sont responsables, et l'écologie fonctionnelle qui décrit et mesure les flux de matière et d'énergie au sein de l'écosystème. Au cours des dernières décennies, l'érosion croissante de la biodiversité à l'échelle globale a stimulé l'émergence d'études portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. Leur objectif : comprendre le rôle de la biodiversité et évaluer les conséquences de sa diminution sur le fonctionnement des écosystèmes.

A mesure de la maturation des hypothèses, ce domaine d'investigation s'est placé à l'interface entre écologie des communautés et écologie fonctionnelle. En effet, si l'évaluation du fonctionnement de l'écosystème relève du domaine de l'écologie fonctionnelle, il est nécessaire d'appréhender la structuration des communautés comme résultant des facteurs environnementaux et comme pouvant influencer les processus de l'écosystème. Les premières études portant sur ce sujet ont permis de mettre en évidence une relation positive entre la diversité végétale et le processus de production primaire. Toutefois, au cours des dernières années, il est devenu clair que cette relation n'était pas universelle, dépendait du type d'écosystème et des processus considérés et pouvait être modulée par des effets interactifs entre facteurs environnementaux, structure des communautés et complexité des réseaux trophiques. Ainsi, l'évolution récente de ces études, tant au niveau théorique qu'expérimental, a consisté en une prise en compte de l'influence de l'ensemble de ces facteurs sur l'efficacité de divers processus au sein d'écosystèmes variés.

Dans ce cadre, l'objet de mes travaux de thèse est l'évaluation des relations entre biodiversité et décomposition des litières, un processus clé pour le fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin. Au cours des différents chapitres, j'ai évalué (1) les influences biotiques et abiotiques qui déterminent la biodiversité et la structure des communautés des organismes décomposeurs (*i.e.*, hyphomycètes aquatiques et macroinvertébrés détritivores), (2) les conséquences d'altérations simultanées de la biodiversité à différents niveaux trophiques sur les taux de décomposition des litières, et (3) l'influence du contexte trophique sur ces relations.

Les résultats obtenus suggèrent qu'une altération de la diversité, quelque soit le type d'organisme qu'elle concerne, est susceptible de se répercuter sur le processus de

décomposition par différentes voies. En effet l'extinction locale d'une espèce entraîne localement une altération des interactions entre les différents acteurs du réseau trophique et peut (1) directement affecter les processus (*e.g.* complémentarité entre espèces), (2) entraîner une altération secondaire de la structure des communautés de décomposeurs (*e.g.* cascades trophiques, contrôles 'bottom-up') menant elles-mêmes à une altération des processus, ou enfin (3) modifier les relations entre biodiversité et fonctionnement aux niveaux trophiques adjacents. Notamment il est montré que des altérations concomitantes de la biodiversité à plusieurs niveaux trophiques, pouvant être le résultat direct d'une perturbation ou d'extinctions secondaires peut avoir des conséquences synergiques sur le fonctionnement de ces écosystèmes et l'efficacité de la décomposition des litières.

Il est également discuté des mécanismes responsables des relations entre biodiversité et décomposition des litières, qui dépend du niveau trophique considéré. En effet une complémentarité dans l'utilisation de la ressource entre différentes espèces d'organismes décomposeurs pourrait expliquer une augmentation des taux de décomposition. Par contre, les effets de mélange de litières seraient d'avantage déterminés par la composition en espèces ou l'hétérogénéité des paquets de litières que par leur diversité en tant que telle. Ces résultats mettent l'accent sur le fait que l'évaluation des conséquences de l'érosion actuelle de la biodiversité à l'échelle globale nécessite une prise en compte plus systématique de l'influence des facteurs abiotiques et de la complexité trophique sur la composition et la structuration des communautés ainsi que sur le fonctionnement des écosystèmes.

ABSTRACT

Ecology is by tradition split into two distinct fields of research: community ecology, aiming at describing the structure of natural communities and identifies by which factors it is driven, and functional ecology which describes and measures materials and energy exchanges within the ecosystem. During past decades, increasing rates of biodiversity loss motivated numerous studies aiming at describing the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. Their goals were to assess the role of biodiversity and the consequences of its decrease on ecosystem functioning. While its theory and hypotheses took shape, this field of research placed itself at the edge between functional and community ecology. Actually, if assessing ecosystem functioning comes within the competences of functional ecology, it is needed to consider that community structure, as the result of environmental factors, is one of the drivers of ecosystem functioning.

Early studies on that topic allowed showing a positive relationship between plant diversity and primary productivity. However, during past years, it became clear that this relationship was not universal and depended on ecosystem and processes which were considered, and could be altered by interactions between environmental factors, community structure, and foodweb complexity. Thus, the current advances in this field of research (theoretically and experimentally) consist in taking into account the effects of such factors on diverse processes and ecosystem types.

In this line, the goals of my PhD studies were to evaluate the relationships between biodiversity and leaf litter decomposition, as a key process in headwater streams functioning. In different chapters, I assessed (1) the effects of both biotic and abiotic factors which drive local biodiversity and decomposers' community structure (i.e., aquatic hyphomycetes and detritivorous macroinvertebrates), (2) the consequences on leaf decomposition of concomitant biodiversity losses at different trophic levels, and (3) the influence of trophic context on such relationships.

Results suggest that altering biodiversity at any trophic level can be reflected in decomposition process by different pathways. Actually local extinction of a species leads to an alteration of interactions among remaining organisms within the foodweb and can (1) affect directly process rates (*e.g.* complementarity between species), (2) lead to secondary extinctions in decomposers (*e.g.* trophic cascades, bottom-up controls) themselves leading to altered process rates, and finally (3) modify the relationships between biodiversity and

ecosystem functioning at adjacent trophic levels. In particular, it is shown that concomitant alterations of biodiversity at several trophic levels – as the result of perturbations or secondary extinctions – can have synergistic consequences on ecosystem functioning and leaf litter decomposition.

Different mechanisms responsible for relationships between biodiversity and ecosystem functioning are also discussed and depend on trophic position of the considered organisms. Actually, complementarity among decomposers could explain increased decomposition rates. However, litter mixture effects could be due to species composition or leaf pack heterogeneity rather than diversity *per se*. These results highlight the fact that assessing the consequences of biodiversity loss at a global scale requires considering the influences of abiotic factors and trophic complexity on community structure and composition, as well as on ecosystem functioning.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE.....	13
1. Concepts généraux	13
2 Les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes.....	18
2.1 Les racines des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes	18
2.2 Les premiers intérêts pour les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes	21
2.3 Les premières approches expérimentales	23
2.4 Débat autour des relations entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème	25
2.5 Les développements récents	27
3. Les cours d'eau de tête de bassin	29
3.1 Fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin	29
3.2 Les relations entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème en cours d'eau de tête de bassin.....	33
4. Contexte et problématiques abordées	38
APPROCHES METHODOLOGIQUES	43
1. Pertes de masse foliaire	43
2. Hyphomycètes aquatiques	45
2.1 Isolement, culture et inoculation	45
2.2 Sporulation	48
2.3 Quantification de la biomasse mycélienne	48
3. Macro-invertébrés	49
3.1 Maintien au laboratoire.....	49
3.2 Identification et conservation	50
CHAPITRE 1. EFFETS DE LA DIVERSITE DES LITIERES SUR LA DECOMPOSITION ET LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES DETRITIVORES DANS UN COURS D'EAU MEDITERRANEEN.	51
Introduction	53
Material and Methods.....	55
Experimental site.....	55
Experimental design	56
Statistical analyses.....	57

Results	58
Discussion	61
Appendix	65
CHAPITRE 2. EFFETS DES MELANGES DE LITIERES SUR LES COMMUNAUTES FONGIQUES ET LES TAUX DE CONSOMMATION PAR UN MACROINVERTEBRE DETRITIVORE (<i>GAMMARUS FOSSARUM</i>)	67
Introduction	70
Material & Methods	72
Experimental design	72
Fungal communities	73
Feeding experiment	73
Statistical analyses.....	74
Results	75
Discussion	78
Appendix	83
CHAPITRE 3. FONCTIONNEMENT DE L'ECOSYSTEME DANS UN RESEAU TROPHIQUE REALISTE : INTERACTIONS ENTRE DIVERSITE HORIZONTALE ET DIVERSITE VERTICALE	85
Introduction	88
Results	90
Discussion	94
Methods	97
CHAPITRE 4. REPARTITION DE LA DIVERSITE DES HYPHOMYCETES AQUATIQUES LE LONG D'UN GRADIENT DE LATITUDE	101
Introduction	103
Material and methods	105
Study sites and litter	105
Technique	105
Statistical analyses.....	107
Results	107
Discussion	111
Appendix	115
CONCLUSIONS GENERALES	117
1.1 Structuration des communautés de décomposeurs	117
1.2 Conséquences sur le processus de décomposition.....	120
1.4 Bilan sur les relations entre biodiversité et décomposition en cours d'eau de tête de bassin.....	122
2- Perspectives.....	124

2.1- Prendre en compte la complexité des écosystèmes	124
2.2- Identifier les mécanismes	128
BIBLIOGRAPHIE	131
ANNEXE.....	151
Introduction	151
Matériel et méthodes	153
Résultats et discussion.....	154
Références	158
TABLE DES ILLUSTRATIONS.....	161
LISTE DES FIGURES	161
LISTE DES TABLEAUX	162
LISTE DES ENCADRES.....	163
LISTE DES APPENDIX	164

INTRODUCTION GENERALE

1. Concepts généraux

Au cours des dernières années, des termes tels que biodiversité et écosystème ont été de plus en plus employés par un public de plus en plus large, allant du monde scientifique, politique, au grand public. Ainsi il paraît avant tout nécessaire de les définir et d'identifier quels en sont les aspects qui seront développés au cours de ma thèse.

Tout d'abord, le terme biodiversité est apparu pour la première fois dans la littérature en 1988 (Wilson 1988). Il constitue un néologisme, contraction de *biological diversity* (*biodiversity*) retenu au cours d'un du *National Forum on Biological Diversity* comme terme efficace d'un point de vue communication pour la caractérisation de la diversité naturelle des organismes vivants. Adopté dans la Convention sur la diversité biologique (1992), il est défini à cette occasion comme « la variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes. » On constate ainsi que la biodiversité se décline selon plusieurs échelles d'organisation du vivant, et comprend ainsi la diversité génétique au sein d'une même espèce (diversité intraspécifique), la diversité des espèces ou des taxons (diversité spécifique ou taxonomique), et la diversité des écosystèmes (diversité écosystémique). Elle constitue un processus dynamique dans le temps et dans l'espace, et mérite ainsi d'être considérée dans ses dimensions spatio-temporelles (elle varie d'un endroit à l'autre au cours du temps), pouvant refléter dans sa définition la plus large l'ensemble du monde vivant, ou au contraire être restreinte à des échelles géographiques et temporelles plus ponctuelles.

Au cours de mes travaux je me suis essentiellement intéressé à la diversité taxonomique qui peut être elle-même mesurée de diverses manières. En effet si le nombre d'espèces présentes à un endroit donné à un moment donné (richesse spécifique) constitue une mesure restrictive de la biodiversité (Wilsey *et al.* 2005), elle n'en demeure pas moins la plus intuitive et la plus accessible. Les chercheurs sont bien souvent autant intéressés par d'autres propriétés de la communauté que le nombre d'espèces en tant que tel. Par

exemple, étudier l'effet des caractéristiques du milieu sur la diversité, ou au contraire l'effet de la diversité sur le milieu peut nécessiter des mesures plus subtiles de la diversité reflétant par exemple la proportion relative des espèces au sein de la communauté, et pouvant s'avérer refléter plus fidèlement les interactions avec le milieu. Plusieurs indices ont été développés dans ce but (Magurran 2004). A titre d'exemple l'encadré 1 présente diverses approches de mesure de la biodiversité. Ainsi la biodiversité ne peut en règle générale être mesurée par l'utilisation d'une métrique isolée et relève d'un concept multidimensionnel (Whittaker 1972 ; Magurran 2004 ; Wilsey *et al.* 2005).

Les écologues ont également développé au cours des dernières années, le concept de diversité fonctionnelle, qui tient compte des traits fonctionnels des espèces et dont la répartition au sein de l'écosystème peut avoir une influence sur le milieu (Violle *et al.* 2007). Ici encore on pourra décrire la diversité fonctionnelle sur la base d'un seul trait d'intérêt ou trait synthétique (Mason *et al.* 2005 ; Mouillot *et al.* 2005), ou utiliser des approches multidimensionnelles (Villéger *et al.* 2008).

Le terme « écosystème » a été introduit par Arthur George Tansley (1935) pour désigner l'unité de base de la nature. Il désigne une unité spatialement explicite et inclut l'ensemble des êtres vivants (la biocénose) et du milieu physique (le biotope). (comprenant par exemple les caractéristiques géologiques, édaphiques, hydrologiques édaphiques...) (Likens 1992), chacun de ces éléments étant impliqué dans un réseau d'interactions consistant en des transferts de matière et d'énergie permettant le maintien du système.

Ces interactions sont organisées en chaînes trophiques. Les organismes autotrophes croissent bénéficiant de la lumière, de l'eau et des sels minéraux qu'ils puisent dans le milieu physique. Les herbivores les consomment, transformant ainsi la matière végétale en énergie et en biomasse animale, et sont eux-mêmes consommés par des prédateurs. On identifiera également un réseau hétérotrophe au sein des écosystèmes, basé sur la décomposition des matières mortes, animales ou végétales émanant de la chaîne trophique autotrophe (Figure 1).

Encadré 1 : Différentes mesures de la biodiversité

- Le nombre d'espèces : appelée richesse spécifique, cette mesure de la biodiversité est sans doute la plus intuitive, et la plus utilisée. Toutefois elle ne permet pas de refléter des différences plus fines dans la structure des communautés. Notamment une perturbation peut entraîner sur le cours terme des modifications dans les proportions relatives des espèces sans pour autant en modifier le nombre. De même, la richesse spécifique dépend de l'effort d'échantillonnage, ce qui peut constituer un biais lors de comparaisons d'échantillons obtenus par des méthodologies différentes.

- La proportion relative des espèces : divers indices ont été proposés afin de tenir compte de modifications plus subtile de la structure des communautés. Notamment l'indice de Shannon, basé sur la notion d'entropie et très largement utilisé tient compte à la fois du nombre d'espèces en présence et de leurs proportions relatives.

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

Où H' est l'indice de Shannon

i une espèce du milieu d'étude

p_i : proportion d'une espèce i par rapport au nombre total d'espèces (S) dans le milieu d'étude

Par ailleurs, les indices d'équitabilité et de dominances de Simpson permettent de rendre compte du fait que les espèces au sein des communautés peuvent être réparties de manières plus ou moins équitables, ou au contraire dominées par une ou quelques espèces.

$$D = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

Où D et E sont respectivement la dominance et l'équitabilité

$$E = 1 - D$$

i une espèce du milieu d'étude

p_i : proportion d'une espèce i par rapport au nombre total d'espèces (S) dans le milieu d'étude

- Les indices fonctionnels : Une approche plus récente et plus appropriée à l'étude du fonctionnement des écosystèmes consiste à tenir compte de la répartition des traits fonctionnels au sein d'une communauté. De sorte, Mason *et al.* (2005) proposent une mesure de la richesse, l'équitabilité et la divergence fonctionnelle des communautés. Enfin, Villéger *et al.* (2008) présentent une approche synthétique basée sur des méthodes statistiques multivariées afin de rendre compte de la multi-dimensionnalité de la diversité fonctionnelle.

Si la notion peut paraître claire en théorie, sa subjectivité réside, entre autre, dans sa délimitation spatiale (Christensen *et al.* 1996). On peut en effet le définir comme une aire présentant une certaine homogénéité dans ses composantes et les processus qui y ont lieu

(tant biotiques qu'abiotiques) (Post *et al.* 2007), bien que cette notion dépende de la perception de l'observateur (Pickett et Cadenasso 2002).

Dans le cas des cours d'eau, si un écosystème peut être délimité latéralement par la zone riveraine, sa délimitation longitudinale reste plus subjective (Minshall 1988). En effet, l'intensité des processus qui s'y déroulent et des propriétés abiotiques (géomorphologiques, chimiques) varient le long du continuum fluvial (d'amont en aval) (Vannote *et al.* 1980 ; Naiman *et al.* 1987).

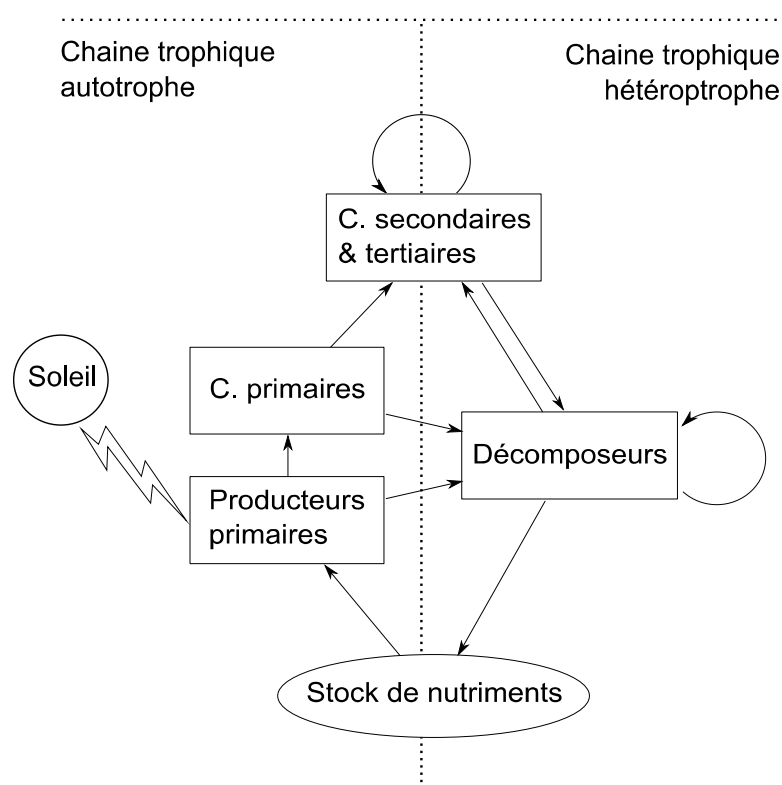
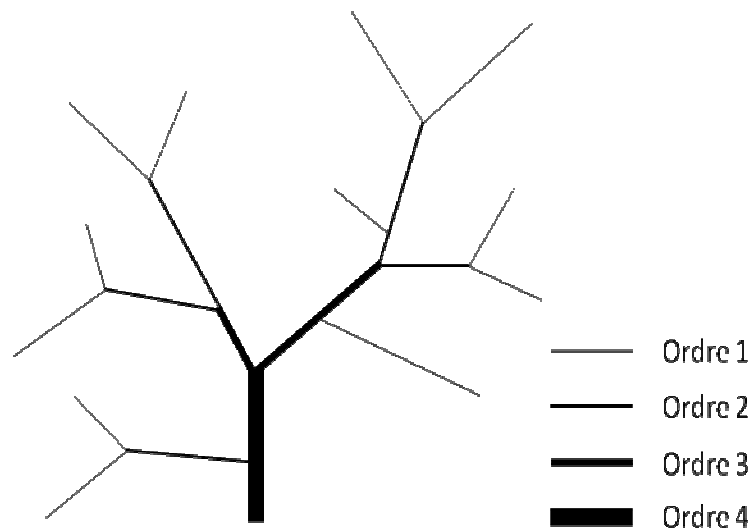


Figure 1 : Représentation schématisée simplifiée des chaînes trophiques autotrophe et hétérotrophe et de leurs relations au sein de l'écosystème. Les producteurs primaires (plantes) utilisent les nutriments du sol et la lumière du soleil pour produire de la biomasse. Ils sont consommés par les herbivores (ou consommateurs de 1^{er} ordre), eux-mêmes consommés par les carnivores (prédateurs – consommateurs de 2^{ème} ordre). Toutes les matières « mortes » de cette chaîne autotrophe (litières, cadavres...) constituent la ressource de base d'un réseau trophique hétérotrophe comportant les décomposeurs, qui permettent le recyclage d'une partie des nutriments.

L'utilisation de la classification de Strahler (Encadré 3) (Horton 1945 ; Strahler 1952) permet de définir des portions de cours d'eau au sein desquelles ces propriétés présentent une certaine homogénéité (Vannote *et al.* 1980). Au cours de mes travaux je me suis essentiellement intéressé aux cours d'eau d'ordre 2, appartenant aux cours d'eau de tête de bassin (Vannote *et al.* 1980) dont le fonctionnement repose essentiellement sur l'apport de matière organique allochtone (Wallace *et al.* 1997). Etant donné le caractère hétérotrophe de ces systèmes je n'ai considéré que la composante détritique de leur réseau trophique.

Encadré 2 : La classification de Strahler

Elle permet de définir l'ordre des cours d'eau, corrélé avec diverses propriétés du système. Les plus petits cours d'eau en tête de bassin sont dits d'ordre 1. Un cours d'eau d'ordre 2 est formé par la confluence de 2 cours d'eau d'ordre 1 ; un cours d'eau d'ordre 3 par la confluence de 2 cours d'eau d'ordre 2, etc... L'affluence d'un cours d'eau d'ordre inférieur n'incrémente donc pas l'ordre du cours d'eau dans lequel il se déverse.



La notion de fonctionnement d'un écosystème peut elle-même être considérée sous différents aspects. D'un point de vue économique par exemple, on pourra considérer la capacité d'un écosystème à produire des biens et services à l'humanité (production végétale par exemple) (Christensen *et al.* 1996 ; Srivastava et Vellend 2005). D'un point

de vue purement écologique, le fonctionnement de l'écosystèmes peut être défini comme un ensemble de flux de matière et d'énergie ainsi que leur maintien et leur stabilité au cours du temps (Pacala et Kinzig 2002 ; Srivastava et Vellend 2005).

En pratique, l'étude des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes nécessite une mesure des flux et stocks de nutriments au sein de l'écosystème. On pourra donc considérer l'efficacité d'acquisition de la matière (en termes de biomasse) par un niveau trophique donné par le biais de la production (le gain en biomasse) de ce niveau trophique, ou par la perte de matière au niveau du stock de ressources. Une large proportion des études portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes considèrent également des propriétés telles que la stabilité, la résilience ou encore la résistance de l'écosystème face à diverses perturbations. Enfin, au vu de la multiplicité des aspects du fonctionnement de l'écosystème, Hector et Bagchi (2007) suggèrent une approche multi-fonctionnelle pour l'étude des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, prenant en compte un ensemble de fonctions dépendantes l'une de l'autre plutôt qu'un processus isolé.

Au cours de mes travaux, je me suis essentiellement intéressé au processus de décomposition des litières. Son efficacité, mesurée comme leur perte de masse au cours du temps, reflète l'acquisition de matière et d'énergie par l'ensemble des organismes décomposeurs comprenant essentiellement les champignons et les macroinvertébrés décomposeurs.

2 Les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

2.1 Les racines des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

Bien qu'anecdotique, la toute première expérience visant à évaluer la relation entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème remonte au début du XIXème siècle. Elle est ensuite citée par Darwin et Wallace (1858), ainsi que dans « l'origine des espèces » (Darwin 1859) qui considèrent alors que le 'principe de divergence' ou la 'division écologique du travail' joue un rôle important dans l'évolution et le maintien de nouvelles

espèces. Darwin et Wallace introduisent ainsi en une phrase les relations entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème, de même que la diversité fonctionnelle des organismes : « *The same spot will support more life if occupied by very diverse forms* ».

Cette expérience publiée par Sinclair (1826) est considérée comme la première expérimentation en écologie (Hector et Hooper 2002). Elle consistait à comparer la performance de différentes espèces, cultivées en mélanges ou isolées sur différents types de sols, l'objectif étant d'optimiser la production de graminées fourragères. Cette expérience consistant en 242 plots expérimentaux a permis à Sinclair d'établir que la production augmentait pour certaines combinaisons de graminées. Ses résultats suggèrent que certaines espèces produisent plus de biomasse lorsqu'elles sont cultivées au sein de combinaisons particulières. « *Its produce is always much greater when combined with other grasses than when cultivated by itself: with a proper admixture it will nearly double its produce.* »

Tableau 1. Tableau de la troisième édition de *Hortus Gramineus Woburnensis* (HGW) présentant les densités de plantes dans 9 des unités expérimentales. Les parcelles sont composées de pelouses transplantées, ou de monocultures / mixtures établies à partir des graines. Les parcelles de 1 à 4 semblent être des pelouses naturelles transplantées dans le dispositif expérimental, alors que les pots 5-8 auraient été établis à partir de graines (ambigu pour 9). Légende adaptée et traduite de Hector et Hooper (2002)

	Total number of distinct rooted plants in one square foot.	Natural Grasses.	Creeping rooted clover, and other plants.	Distinct species.
1. Richest natural pasture, from near Endsleigh, Devonshire (fattening one large ox or three sheep, per acre); turfs communicated by direction of the Duke of Bedford	1000	940	60	20
2. Rich ancient pasture, near Croft-church, Lincolnshire (fattening and keeping through the summer one large ox and three or four sheep per acre); turf communicated by G. Whitworth, Esq.	1090	1032	58	—
3. Ancient pasture, Woburn Park	910	880	30	12
4. Ancient pasture, near Woburn; soil damp, surface mossy	634	510	124	8
5. Artificial pasture, formed of rye-grass and white clover, considered good of the kind, two years old	470	452	18	2
6. Narrow-leaved meadow-grass (<i>Poa angustifolia</i>), by itself, six years standing (Woburn Experimental Ground)	192	—	—	1
7. Meadow foxtail-grass (<i>Alopecurus pratensis</i>), by itself, ditto, ditto	80	—	—	1
8. Rye-grass (<i>Lolium perenne</i>), by itself, ditto, ditto	75	—	—	1
9. Water meadow, well managed	1798	1702	96	—

Malgré quelques problèmes expérimentaux (notamment les différents traitements de diversité sont confondus avec des différences méthodologiques), cette expérience demeure impressionnante par ses dimensions et son aspect précurseur, ayant été réalisée plus de 150 ans avant que de nouvelles approches expérimentales similaires soient réalisées (Hector et Hooper 2002).

A l'exception de cette première expérience, les premières études à s'intéresser explicitement à l'effet de la diversité sur le fonctionnement de l'écosystème, relevant du domaine de l'agronomie, ont été initiées au cours de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle. En effet, à cette époque, une large utilisation des polycultures dans la société traditionnelle et dans les pays en voie de développement est peu à peu supplantée par une pratique de plus en plus courante de la monoculture (Trenbath 1974 ; Horwith 1985). Motivés par cette évolution sans précédent des pratiques, de nombreux chercheurs se sont alors appliqués à étudier ses conséquences sur plusieurs aspects du fonctionnement des systèmes agricoles, et à démontrer les bénéfices potentiels des cultures en mélanges. Entre autres les mélanges de cultures permettraient une augmentation de la productivité végétale, une plus grande stabilité de la récolte d'une année sur l'autre, une meilleure utilisation des ressources naturelles et une diminution des dégâts occasionnés par les herbivores et les parasites, concepts qui seront par la suite intégrés dans le cadre théorique des études portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes.

“Claims have frequently been made, however, that communities with some degree of genotypic heterogeneity have advantages over pure stands” (Trenbath 1974).

Toutefois, malgré l'abondance d'expérimentations et d'observations, Vandermeer (1989) déplore les lacunes théoriques de cette discipline :

“My own prejudice is that the sort of theoretical framework that would be useful is similar to, if not identical with, that already developed in ecology.”

Bien que ces études s'intéressent en quelque sorte au rôle de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes, leurs objectifs et leurs méthodes divergent fondamentalement des études portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes en tant que tel. En effet si ces études ont comme objectif l'amélioration des rendements végétaux dans les systèmes agricoles, les recherches portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes revêtent un

caractère plus fondamental, et s'inscrivent dans le cadre des conséquences de l'érosion de la biodiversité globale actuelle sur le fonctionnement des écosystèmes, et sur l'érosion des services rendus à l'humanité (Naeem *et al.* 2009).

De ces divergences d'intentions résultent des divergences méthodologiques. Ces études n'étudient en effet que la productivité végétale partielle (production de parties exploitables par le cultivateur) de mélanges de quelques espèces sélectionnées pour des qualités précises. Au contraire, les recherches sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes tenteront de décrire les processus ayant lieu dans des systèmes naturels, englobant une plus grande variété d'espèces, et ne se limiteront pas nécessairement au simple processus de production primaire.

2.2 Les premiers intérêts pour les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

A la fin du XXème siècle, la conscience et l'intérêt que portent le public et les politiques à la diminution de la biodiversité s'intensifie. En effet, les protocoles et convention internationales visant à protéger la biodiversité et réduire la pollution atmosphérique deviennent de plus en plus fréquents (notamment la « *Convention on Biological Diversity* », 1992, voir Barrett (2003)). A cette prise de conscience publique concorde la première réelle interrogation scientifique sur la conséquence de l'érosion de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. En 1991 sont initiés le programme DIVERSITAS, qui vise à promouvoir les études portant sur les conséquences de l'érosion de la biodiversité et sa conservation, ainsi que le programme SCOPE (*Scientific Committee on Problems of the Environment*) – *Ecosystem functioning of Biodiversity*. Ce dernier, initié au cours d'une conférence organisée à Bayreuth (Allemagne) a pour objectif de synthétiser l'état de nos connaissances, à partir d'observations antérieures, sur le rôle fonctionnel de la biodiversité, et en particulier de répondre aux questions suivantes (Mooney *et al.* 1996) :

- La diversité biologique influence-t-elle les processus des écosystèmes sur le court et le long terme et dans un contexte de changement global (changement climatique, utilisation des sols, invasions) ?

- Comment la résistance d'un écosystème est-elle affectée par la diversité en espèces ; les changements globaux affecteront-ils ces relations ?

De même, différentes hypothèses relatives à la forme de la relation entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème sont formulées pour la première fois. Elles proposent, en plus d'une l'hypothèse nulle (absence de relation entre biodiversité et processus), 3 types de mécanismes générant différentes trajectoires de cette relation (Vitousek et Hooper 1993 ; Lawton 1994 ; Naeem *et al.* 1995) (Figure 2) :

- Les espèces sont fonctionnellement redondantes : les différentes espèces de l'écosystème ont un effet similaire sur son fonctionnement. Ainsi la relation entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème est « plate » sur une majeure partie du gradient, la disparition ou l'ajout d'une espèce n'entraînant pas d'altération majeure du fonctionnement de l'écosystème (Lawton et Brown 1993).

- Les espèces sont singulières : chaque espèce diffère des autres en terme de fonctionnement, l'ajout ou la disparition de n'importe quelle d'entre elles entraînant une modification du processus mesuré selon une relation monotonique.

- La relation entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème dépend fortement du contexte environnemental et des espèces en présence, et la disparition ou l'ajout d'une espèce entraînent des modifications imprévisibles dans le fonctionnement de l'écosystème. La relation entre biodiversité et fonctionnement apparaît comme idiosyncratique.

Les conclusions de ce meeting et du programme sont décrites dans Schulze et Mooney (1993) et Mooney *et al.* (1996) pour un deuxième volet du programme s'intéressant spécifiquement aux relations entre biodiversité et fonctionnement dans des écosystèmes sélectionnés autour du monde. Ils concluent, entre autres, que la perte de certaines espèces présentant des traits fonctionnels particuliers (fixateurs d'azote par exemple) peut avoir d'importantes conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème.

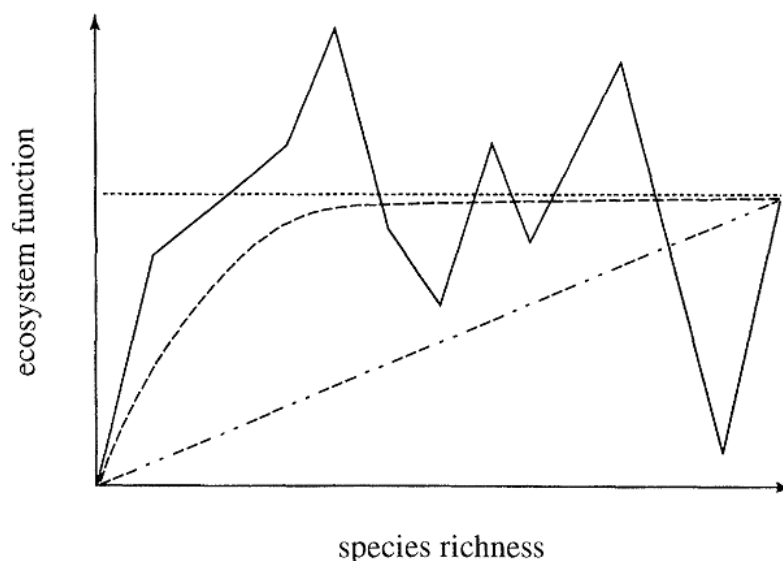


Figure 2 : Relations hypothétiques entre la richesse spécifique et le niveau d’expression d’un processus de l’écosystème tels que le taux de respiration, de production ou de décomposition. 1) l’hypothèse des espèces redondantes (tirets), 2) l’hypothèse des rivets (tirets – pointillés), 3) la réponse idiosyncrasique (continue) et 4) l’hypothèse nulle (pointillés). Le point de convergence dans la partie droite correspond à la richesse actuelle, pas nécessairement la richesse maximale d’une communauté (traduit de Naeem *et al.* (1995)).

Dans leur conclusion, Mooney *et al.* (1996) mettent l’accent sur le fait que cette nouvelle discipline nécessite une démarche expérimentale afin d’en affiner et généraliser les conclusions, et de définir de nouvelles hypothèses de travail. “*The end of this book is in a sense the beginning of a new research field*”.

2.3 Les premières approches expérimentales

Certainement du fait de leur héritage agronomique, et parce que la productivité végétale constitue sans conteste un service essentiel et irréfutable à l’humanité, les premières expériences visant explicitement à évaluer la relation entre diversité et fonctionnement de l’écosystème ont préférentiellement évalué la relation entre la diversité végétale et divers processus de l’écosystème (*e.g.*, production végétale). Parmi elles, l’expérience de Naeem *et al.* (1994) réalisée en 1993 en milieu contrôlé (Ecotron), consistait en une manipulation

de la biodiversité à différents niveaux trophiques (plantes, herbivores, consommateurs, décomposeurs). Notamment la diversité des plantes variait entre 2, 5 et 16 espèces, chaque niveau de diversité étant répliqué respectivement 4, 4 et 6 fois, et plusieurs processus (décomposition, rétention d'eau et de nutriment, respiration et production primaire) étant mesurés au cours du temps pour chacun de ces traitements. Parallèlement Tilman *et al.* (1996) réalisent une expérience de terrain, manipulant la diversité végétale dans 147 plots expérimentaux installés en plein champs. Les communautés réparties dans différents traitements de diversité (1, 2, 4, 6, 8, 12 ou 24 espèces) sont réalisées aléatoirement à partir d'un pool de 24 espèces natives, et différents processus de l'écosystème sont mesurés après 2 ans (productivité, capture et rétention de nutriments). Ce sont les premières expériences ayant permis de mettre en évidence de manière expérimentale une augmentation de la productivité végétale avec le nombre d'espèces de plantes en présence. Les deux équipes ont proposé que ces résultats étayaient l'hypothèse d'une complémentarité des niches, selon laquelle une communauté diversifiée assure une utilisation optimale de la ressource (lumière selon Naeem *et al.* (1994), nutriments selon Tilman *et al.* (1996)) du fait de différences fonctionnelles entre les plantes en présence.

Les résultats interpellant de ces deux premières expériences ont marqué le commencement d'une explosion du nombre d'études expérimentales portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, apportant la dimension fonctionnelle de la biodiversité (Hooper et Vitousek 1997 ; Naeem et Li 1997 ; Tilman *et al.* 1997), et s'intéressant à d'autres types d'écosystèmes ou types d'organismes et d'interactions (McGrady-Steed *et al.* 1997 ; Van der Heijden *et al.* 1998) sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. Un effort de généralisation est également mené, notamment au travers du projet BIODDEPTH visant à comparer les relations entre productivité et biodiversité végétale dans 8 sites différents répartis à travers le continent européen. Les résultats de BIODDEPTH synthétisés dans Hector *et al.* (1999) et Hector *et al.* (2002) suggèrent l'existence d'une relation entre diversité et biomasse végétale, malgré de grandes divergences dans la forme de cette relation d'un site à l'autre.

Parallèlement au développement des approches expérimentales sont également développés des modèles théoriques permettant d'expliquer dans quelles mesures les jeux de la compétition et du partitionnement des niches pouvaient expliquer les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Tilman *et al.* 1997 ; Loreau 1998).

2.4 Débat autour des relations entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème

A l'instar de toute discipline en plein essor, les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes n'ont pas été sans subir de controverse (Grime 1997). La virulence des débats – Kayser (2000) parle d'une « *full-blown war* » - fut telle qu'elle a fait les frais d'une diffusion médiatique dévalorisante, à même de nuire à l'image de la discipline auprès du grand public et des politiques (Guterman 2000 ; Kayser 2000).

Les méthodologies et les résultats expérimentaux des expériences antérieures sont directement contestés (Huston 1997) et des études expérimentales réfutant les conclusions des précédentes études sont publiées (Wardle *et al.* 1997 ; Huston *et al.* 2000). Toutefois la divergence entre scientifiques concerne essentiellement l'interprétation de ces résultats. En particulier, 2 questions ont particulièrement animé le débat :

- Au vu des divergences des résultats obtenus par différentes études, portant sur divers écosystèmes et processus, peut-on dégager des patrons suffisamment robustes qui restent pertinents face à la forte influence des facteurs extrinsèques sur les processus en question ? (Grime 1997 ; Wardle *et al.* 1997).

- Les relations positives entre des processus et la diversité sont-elles réellement générées par un mécanisme de facilitation ou de complémentarité, ou ne résultent-ils que d'un phénomène de sélection probabiliste, le « *sampling effect* » (Aarssen 1997 ; Huston 1997 ; Wardle 2001). Ces deux hypothèses sont détaillées en Encadré 3.

Afin d'établir un consensus entre les deux partis et de définir les priorités des recherches futures, Michel Loreau organise la conférence « *Biodiversity and Ecosystem functioning : synthesis and perspectives* » en 2000 à Paris (voir un bref rapport dans Hughes et Petchey (2001), un résumé dans Loreau *et al.* (2001) et un rapport complet dans Loreau *et al.* (2002)). Cette conférence, si elle n'a pas marqué la fin des divergences qui se perpétuent encore de nos jours (Thompson *et al.* 2005 ; Hector *et al.* 2007), a du moins permis d'établir un certain nombre de consensus.

Encadré 3 : Effet de sélection (« *sampling effect* ») vs complémentarité

Au cours des années 1990, les chercheurs se sont interrogés sur les mécanismes responsables des effets de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes mis en évidence par différentes expériences. Deux points de vue, considérés alors comme contradictoires s'opposent :

L'effet de **sélection**, phénomène probabiliste, considère qu'un nombre restreint d'espèces dominantes sont responsables des caractéristiques émergentes de la communauté dans son ensemble. Ainsi lorsque lors d'une expérience dans laquelle on manipule la diversité expérimentalement et de manière aléatoire, la probabilité qu'une communauté contienne au moins une de ces espèces augmente avec le nombre d'espèces en présence. Les effets positifs de la diversité sur la production végétale seraient donc liés uniquement à la présence d'espèces clé hautement productives dans la plupart des communautés diverses.

La **complémentarité** au contraire est un phénomène déterministe. Elle stipule que l'interaction entre individus de différentes espèces peut donner lieu à des phénomènes de facilitation ou de complémentarité entre ces espèces. Dans le premier de ces mécanismes, l'activité d'une espèce donnée favorise la performance d'une autre par le biais d'interactions positives. Dans le deuxième, les espèces utilisent des ressources différentes, la compétition entre ces espèces étant plus réduite que celle observée entre deux individus de la même espèce qui se focalisent sur un même type de ressources. Ainsi dans ce schéma, une compétition interspécifique réduite par rapport à la compétition intra-spécifique permet une utilisation plus complète des ressources et une productivité accrue de la communauté dans son ensemble.

Tout d'abord il a été montré que « *sampling effect* » et complémentarité n'étaient pas des mécanismes exclusifs l'un de l'autre et avaient tous deux leur rôle à jouer dans les effets de la diversité. En fait, il y aurait un continuum entre une situation purement déterministe (complémentarité) et une situation purement stochastique (effet de sélection), Loreau et Hector (2001) ayant développé des modèles permettant de séparer l'effet de ces mécanismes au cours du traitement statistique des données expérimentales. Ainsi, l'ensemble de la communauté semble s'être accordée sur le fait qu'un nombre minimal d'espèces était nécessaire pour assurer le fonctionnement de l'écosystème, et sur le fait qu'une plus grande diversité était essentielle au maintien et à la stabilité des processus dans un environnement variable (Loreau *et al.* 2001).

D'après ces derniers, les défis majeurs de la discipline sont désormais de prendre en compte, expérimentalement et en théorie, les multiples interactions entre les altérations de la biodiversité, le fonctionnement des écosystèmes, et les facteurs abiotiques, considérant de multiples processus et écosystèmes.

2.5 Les développements récents

Au cours des années 2000, environ 900 études ont porté sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Figure 4). Celles-ci ont permis d'acquérir une vision plus globale de ces relations, s'intéressant à des écosystèmes, processus et organismes variés, notamment les zones humides (Engelhardt et Ritchie 2001), les estuaires (Duffy *et al.* 2005), les écosystèmes marins (Emmerson *et al.* 2001 ; Stachowicz *et al.* 2002) et d'eau douce (Jonsson et Malmqvist 2000 ; Lecerf *et al.* 2005), les champignons (Tiunov et Scheu 2005), la faune du sol (Mikola et Setälä 1998) et le zooplancton (Norberg 2000). Aussi nous ne traiterons pas de ces expériences individuellement. Par contre elles ont permis la rédaction de synthèses permettant l'acquisition d'une vision globale des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (ex : Hooper *et al.* (2005) ; Worm *et al.* (2006) ; Stachowicz *et al.* (2007) ; Díaz *et al.* (2005) ; *etc...*). Toutefois il reste difficile par le biais de ce type d'analyse de donner une vision objective de l'effet global de la diversité à travers différents écosystèmes et processus. Ces synthèses permettent néanmoins de définir les priorités de recherche de l'époque qui sont déclinées par Hooper *et al.* (2005) sous 5 aspects : (1) La relation entre diversité fonctionnelle et taxonomique (2) l'importance des relations trophiques, (3) les effets sur la stabilité temporelle, (4) l'importance relative des facteurs extrinsèques et de la biodiversité, et encore (5) l'exploration d'une plus large gamme d'écosystèmes. Bien qu'ayant tous été explorés, tous ces aspects nécessitent encore à ce jour des efforts de recherche considérables (Naeem *et al.* 2009).

En 2006, deux méta-analyses sont publiées (Balvanera *et al.* 2006 ; Cardinale *et al.* 2006) et donnent ainsi une description objective des résultats expérimentaux sur plus de 20 ans. Ces deux méta-analyses constituent la première preuve qu'une perte de biodiversité entraîne une diminution de l'efficacité des processus. En 2009, Schmid *et al.* (2009) réalisent une synthèse de ces méta-analyses, comportant ainsi une base de 900 estimations des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes dans différents contextes environnementaux. Ils proposent de tester, à partir de cette base de données, différentes hypothèses d'actualité.

L'hypothèse développée par Hooper *et al.* (2005) selon laquelle les relations entre biodiversité et fonctionnement diffèrent d'un écosystème à l'autre (la différence entre

milieu terrestre et aquatique pouvant par exemple être due à un turn-over plus rapide des individus et de la matière dans ces derniers) n'est pas clairement résolue. Les auteurs concluent qu'il est encore trop tôt pour la valider sans ambiguïté. Par ailleurs, plusieurs hypothèses sont corroborées par leur analyse :

1) La richesse spécifique augmente la réponse à l'échelle de la communauté (ou de l'écosystème), mais affecte négativement les populations considérées individuellement du fait d'une compétition inter-spécifique accrue (McGrady-Steed et Morin 2000 ; Brown *et al.* 2001 ; Bunker *et al.* 2005)

2) Les stocks et flux de nutriments répondent différemment à la diversité. Par exemple Körner (2004) a fait remarquer que le taux de photosynthèse, la production végétale et la séquestration de carbone dans les tissus végétaux n'étaient pas nécessairement corrélés et ainsi montrer différentes réponses à une altération de la biodiversité.

3) Les effets de la diversité sont plus difficiles à prédire et à généraliser au sein des systèmes comportant plusieurs niveaux trophiques, du fait de nombreuses possibilités de feed-back (Peterman *et al.* 2008) et d'interactions (Petchey *et al.* 2004 ; Thébault et Loreau 2006) .

4) Les communautés diverses sont plus résistantes à la colonisation par des espèces invasives (Fargione *et al.* 2003 ; Mwangi *et al.* 2007)

Toutefois la plupart des études portant sur relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes ont été critiquées pour leur manque de réalisme, et leur capacité à fournir une réponse claire quant à l'altération des services rendus par les écosystèmes. De nos jours, il semblerait que la priorité de cette discipline soit de replacer ces études dans un cadre plus cohérent avec la réalité afin de fournir des conclusions directement assimilable par les gestionnaires et les politiques. Ainsi, ces priorités qui n'excluent en aucun cas celles présentées par Hooper *et al.* (2005) qui nécessitent encore d'être considérées, déclinées par Hillebrand *et al.* (2009), Reiss *et al.* (2009) et Naeem *et al.* (2009) se déclinaient selon plusieurs modalités, en rapport avec :

- Le réalisme : (1) intégrer la complexité trophique, susceptible de modifier les tendances, (2) utiliser des scénarios réalistes d'extinctions plutôt que des assemblages aléatoires,

- L'intégration dans un contexte de changement global : (3) approfondir nos connaissances sur les relations entre diversité des communautés, invasions biologiques et fonctionnement des écosystèmes, (4) en considérant l'impact des modifications du biotope concomitantes à l'altération de la biodiversité.
- Les relations avec la société : (5) évaluer l'altération des services rendus par les écosystèmes à des échelles de temps et d'espace cohérentes, (6) unifier les approches écologiques et sociales afin d'évaluer les coûts de l'altération de la diversité pour la société et (7) communiquer plus largement ces résultats à la communauté non-scientifique (gestionnaires, politiques...)

3. Les cours d'eau de tête de bassin

3.1 Fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin

Les cours d'eau de tête de bassin constituent des systèmes hétérotrophes. En effet, la canopée généralement bien développée de la végétation riveraine constitue une source d'ombrage non propice au développement de producteurs primaires et à l'autotrophie (Cummins 1975 ; Vannote *et al.* 1980). Par contre, cette même végétation apporte au système une source de nutriments par le biais des feuilles mortes, qui accèdent après abscission (en automne en milieu tempéré) au lit du cours d'eau. Elles s'accumulent en paquets de litière qui constituent alors une ressource de nature discrète et éphémère dont la disponibilité présente une large variabilité spatio-temporelle. Ces litières sont alors décomposées par différents organismes incluant les bactéries, les hyphomycètes aquatiques et les macroinvertébrés décomposeurs et permettent ainsi l'installation d'un réseau trophique diversifié (Minshall 1967 ; Cummins 1974 ; Wallace *et al.* 1997). Au cours de mes travaux je n'ai pas tenu compte de la contribution des bactéries à la décomposition, qui est moindre comparée à celle des hyphomycètes aquatiques dans les cours d'eau de tête de bassin. Bien que participant de manière substantielle à la décomposition des litières (Hieber et Gessner 2002) et pouvant affecter l'activité des hyphomycètes aquatiques par le biais d'interactions antagonistes (Gulis et Suberkropp 2003 ; Mille-Lindblom et Tranvik 2003), la biomasse et l'implication des bactéries dans

la décomposition des litières restent mineures comparées à celles des champignons (Kominkova *et al.* 2000 ; Gulis et Suberkropp 2003), et seraient associées à des stades avancés de la décomposition (Baldy *et al.* 1995 ; Baldy *et al.* 2002). Pour ces dernières raisons je n'ai considéré au cours de ma thèse que le rôle des hyphomycètes aquatiques en tant que décomposeurs microbiens.

L'efficacité du processus de décomposition des litières en cours d'eau de tête de bassin a été très tôt un centre d'intérêt pour les écologistes au vu de son importance écologique (Kaushik et Hynes 1971 ; Petersen et Cummins 1974 ; Webster et Benfield 1986). Ces études pionnières ont permis l'identification des mécanismes responsables de la décomposition. Elle s'opérerait en 3 phases temporellement distinctes. Dans un premier temps, une phase de lessivage correspond à une perte rapide des composés hydrosolubles de la feuille comprenant par exemple des sucres, acides aminés et composés phénoliques (Nykqvist 1963 ; Suberkropp *et al.* 1976), mais aussi de certains nutriments (phosphore, potassium) (Tukey 1970 ; Jensen 1974). Cette phase consisterait en un procédé purement abiotique opérant principalement dans les 24 heures suivant l'immersion, et pourrait entraîner une perte de masse proche de 30%.

La seconde phase impliquerait des micro-organismes tels que les hyphomycètes aquatiques (ou champignons ingoldiens) considérés comme les principaux acteurs microbiens de la décomposition dans ces milieux (Baldy *et al.* 1995 ; Weyers et Suberkropp 1996). Ils colonisent les litières par le biais de conidies libérées dans la colonne d'eau et dispersées par le courant. Après germination des conidies, le mycélium se développe dans les tissus végétaux et par l'activité d'enzymes spécifiques dégradent des composés organiques dont certains sont réfractaires à l'activité de la plupart des autres organismes (Chamier et Dixon 1982 ; Arsuffi et Suberkropp 1988). En effet l'activité des hyphomycètes aquatiques entraîne un ramollissement de la feuille du fait de la digestion de ses éléments structuraux, et un enrichissement en azote (Suberkropp et Arsuffi 1984) que ces derniers puisent en grande partie dans la colonne d'eau (Kaushik et Hynes 1971 ; Suberkropp 1998 ; Gulis *et al.* 2006). Ces modifications des propriétés structurales et chimiques des litières, ainsi que le développement du mycélium constituant une ressource hautement nutritive constitueraient un mécanisme de conditionnement des litières dans le sens où elles favorisent la consommation des litières par les macroinvertébrés décomposeurs (Cummins 1974 ; Arsuffi et Suberkropp 1988).

La fragmentation des litières constituerait la dernière phase de la décomposition. Opérée à la fois par les facteurs abiotiques et par la digestion par les macroinvertébrés détritivores, elle résulterait en la transformation des litières en particules fines (FPOM) et en matière dissoute (DOM) (Cuffney *et al.* 1990 ; Wallace et Webster 1996). L'exclusion des macroinvertébrés, alors considérés comme les principaux acteurs de la décomposition des litières, réduirait ainsi d'au moins 50% les pertes de masse des litières (Cuffney *et al.* 1990 ; Chung *et al.* 1993). Ainsi, la prédation exercée par l'ensemble des macroinvertébrés et vertébrés prédateurs, en modifiant les densités et l'activité de ces derniers exercerait un contrôle sur l'efficacité du processus de décomposition (Oberndorfer *et al.* 1984 ; Åbjörnsson *et al.* 2000).

La figure 3 présente dans quelles mesures l'ensemble des organismes composant la communauté est susceptible d'affecter le taux de décomposition des litières. Cette perception du processus de décomposition a depuis été remise en cause, notamment par Bärlocher (1997) et Gessner *et al.* (1999). En effet, plutôt que successifs ces procédés opèrent de façon concomitante, avec de potentielles interactions entre eux. Par exemple les organismes décomposeurs sont susceptibles de favoriser le lessivage de composés libérés par leur activité (Meyer et O'Hop 1983) et ainsi jouerait un rôle tout au long du processus de décomposition. De même le rôle des hyphomycètes aquatiques ne se résout pas au conditionnement des litières, ceux-ci directement à la transformation des composés foliaires en matière fine et dissoute. En effet l'action des enzymes fongiques peut entraîner le détachement de cellules foliaires (Suberkropp et Klug 1980), et les champignons produisent continuellement un grand nombre de conidies et de fragments d'hyphes qui sont le produit de la transformation des tissus foliaires (Gessner et Chauvet 1994).

Finalement, l'accent est mis sur la complexité des interactions entre macroinvertébrés décomposeurs et hyphomycètes aquatiques, qui peut être considérée tout à la fois comme un lien trophique (les macroinvertébrés consommant directement du mycélium fongique) (Arsuffi et Suberkropp 1988) ou de compétition (utilisation de la même ressource) (Bärlocher 1980) avec de nombreuses possibilités de feedbacks entre ces deux groupes.

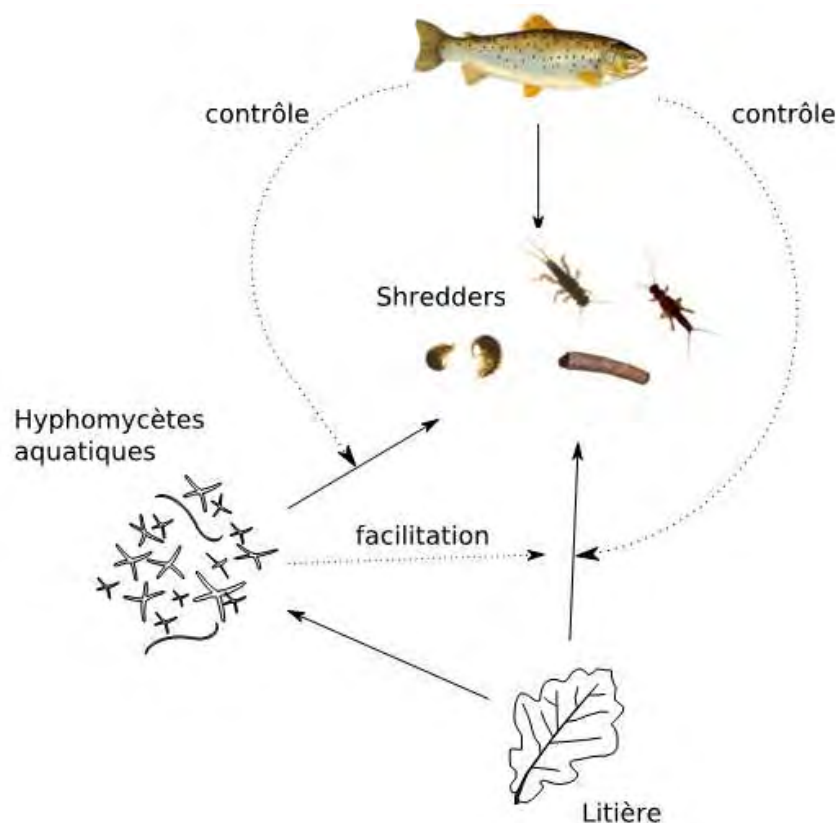


Figure 3 : Réseau trophique simplifié d'un cours d'eau hétérotrophe de tête de bassin. Les flèches continues représentent un lien trophique direct orienté vers le consommateur, tandis que les flèches pointillées représentent une action indirecte d'un type d'organismes sur l'activité de consommation d'un autre.

Gessner *et al.* (1999) proposent donc une conception nouvelle du processus de décomposition qui considère non plus essentiellement la perte de masse, mais la génération des produits de la décomposition. Ces produits comprennent notamment les particules fines, la matière organique dissoute et le gaz carbonique résultant de l'activité des organismes décomposeurs, mais également leur production de biomasse (Gessner *et al.* 1999).

L'application de ces approches a été rendue possible par l'utilisation de nouvelles méthodologies. Notamment la mesure de la biomasse et de l'activité microbienne peut être réalisée par une mesure des taux de sporulation (Suberkropp 1991), des échanges gazeux entre la litière et la colonne d'eau (respirométrie) (Rier *et al.* 2002 ; Graça et Abelho 2005), du taux d'incorporation d'isotopes radioactifs (*e.g.*, ^{14}C -acétate) (Newell et Fallon 1991 ; Suberkropp et Weyers 1996) ou enfin par le dosage de marqueurs

spécifiques (ergostérol, ATP) (Gessner *et al.* 1991 ; Suberkropp *et al.* 1993). La croissance des macroinvertébrés détritivores peut aussi être évaluée en comparant les biomasses des shredders avant et après l'expérience (Bärlocher et Kendrick 1973 ; Arsuffi et Suberkropp 1986), nécessitant un contrôle de la communauté de macroinvertébrés au laboratoire ou sur le terrain.

Ces approches ont permis d'obtenir une vision rationnelle de la décomposition en termes de flux de nutriments et d'énergie au sein de l'écosystème (et non pas uniquement en termes de taux de décomposition de la ressource), constituant une base fondamentale nécessaire à la réalisation d'études portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes.

3.2 Les relations entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème en cours d'eau de tête de bassin.

Bien qu'initiales seulement récemment (Jonsson et Malmqvist 2000), les études portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes en cours d'eau de tête de bassin ont contribué de manière significative à la compréhension globale de ces relations (Figure 4). La conférence « *Aquatic Biodiversity and Ecosystem Functioning* » tenue en 2002 à Ascona (Suisse) a notamment permis de rassembler la communauté d'écologistes aquatiques afin d'examiner les relations entre biodiversité et fonctionnement des systèmes aquatiques (marins et d'eau douce), jusqu'alors peu évaluées (Gessner *et al.* 2004 ; Giller *et al.* 2004). Elle a ainsi stimulé la production scientifique dans ce domaine qui a généré à ce jour pas moins de 50 publications (Figure I.4).

Ces études, revues par Humbert et Dorigo (2005), puis plus récemment par Lecerf et Richardson (2009) et Kominoski (2010) se sont intéressées tantôt à la diversité de la ressource, tantôt à la diversité des décomposeurs et des prédateurs sur le fonctionnement de l'écosystème.

Etant donné le caractère hétérotrophe de ces cours d'eau, les variables cibles évaluées préférentiellement ont été les taux de décomposition ainsi que la production de biomasse au niveau des décomposeurs. Les prochains paragraphes passent en revue de manière

succincte des études ayant porté sur les relations entre biodiversité et fonctionnement à différents niveaux trophiques (litière, hyphomycètes aquatiques, décomposeurs, prédateurs) sur la décomposition des litières.

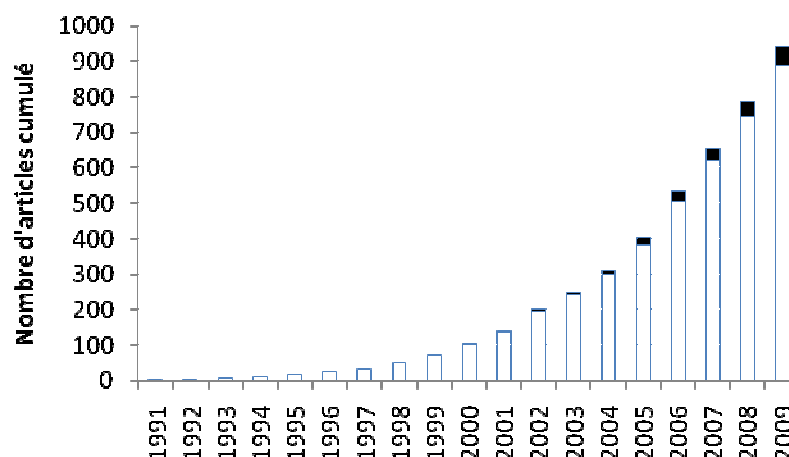


Figure 4 : Nombre cumulé d'articles par année ayant comme sujet les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (obtenu à partir de « ISI Web of Knowledge »). Les barres noires correspondent au nombre d'études s'étant intéressées spécifiquement aux cours d'eau de tête de bassin.

- Effet de la diversité de la ressource (litières)

La diversité et la qualité des litières, directement liée à la diversité de la végétation riveraine, sont sujettes à des modifications d'origine anthropiques plus ou moins directes (exploitation forestière, agriculture, invasions biologiques...) (Orwig *et al.* 2002 ; Ellison *et al.* 2005 ; Banks *et al.* 2007). Elles peuvent avoir une influence sur les communautés de détritivores (Kominoski et Pringle 2009) et les processus de l'écosystème (Cummins *et al.* 1989 ; Laitung et Chauvet 2005 ; Lecerf *et al.* 2005). En effet, si la décomposition d'un type de litière donné peut être relativement bien prédite par les caractéristiques physico-chimiques de la feuille et les facteurs abiotiques (Melillo *et al.* 1982 ; Webster et Benfield 1986 ; Ostrofsky 1997), il a été montré à plusieurs reprises que la diversité de paquets de litières pouvait influencer son taux de décomposition (Swan et Palmer 2004 ; Lecerf *et al.* 2005 ; LeRoy et Marks 2006 ; Kominoski *et al.* 2007) ainsi que la production secondaire (croissance des macroinvertébrés détritivores) (Swan et Palmer 2006).

En effet, plusieurs études ont montré que la décomposition de certaines essences devenait non prévisibles (accélérée ou ralentie) lorsqu'elles se décomposaient dans un contexte pluri-spécifique (Gartner et Cardon 2004 ; Swan et Palmer 2004 ; Hättenschwiler *et al.* 2005). Toutefois cet effet ne semble pas dépendre de la diversité *per se* mais de combinaisons particulières de litières, ainsi que du contexte spatio-temporel dans lequel l'étude a été menée (Swan et Palmer 2004 ; Lecerf *et al.* 2007). Notamment les espèces labiles peuvent se décomposer plus rapidement lorsqu'elles sont mélangées à d'autres types de litières (Sanpera-Calbet *et al.* 2009). Cet effet peut être généré par le comportement alimentaire des macroinvertébrés détritivores, qui focalisent leur activité sur les espèces les plus nutritives au sein du paquet de litière accélérant ainsi leur taux de décomposition (Swan et Palmer 2006). De plus les paquets de litières comportant des espèces réfractaires constitueraient un habitat structuré et durable dans le temps conférant notamment un abri contre les prédateurs pour les macroinvertébrés décomposeurs. Enfin, bien que n'ayant reçu que peu de preuves empiriques dans les cours d'eau (Gessner *et al.* 2010), des transferts de nutriment ou de composés réfractaires entre espèces pourrait expliquer la modification des taux de décomposition de certaines espèces au sein de mélanges (Schimel et Hättenschwiler 2007).

- Effet de la diversité des hyphomycètes aquatiques

La composition des communautés d'hyphomycètes aquatiques semblent être déterminées premièrement par les conditions du milieu incluant les facteurs abiotiques (climat, qualité de l'eau) (Raviraja *et al.* 1998 ; Gulis et Suberkropp 2004) et biotiques (diversité et nature de la végétation riveraine) (Bärlocher et Graça 2002 ; Laitung et Chauvet 2005) avec néanmoins d'importantes variations selon la qualité des litières auxquelles elles sont associées (Gessner *et al.* 1993 ; Nikolcheva et Bärlocher 2005). A l'échelle locale, la diversité des paquets de litières semble également pouvoir influencer la composition et l'activité des communautés fongiques (Kominoski *et al.* 2008), entraînant de possibles altération des taux de décomposition (Lecerf *et al.* 2005 ; Lecerf et Chauvet 2008). L'effet de la diversité fongique sur la décomposition des litières a reçu considérablement peu d'intérêt comparé aux autres compartiments du réseau trophique. Si certaines études n'ont pas trouvé de relation claire entre diversité microbienne et taux de décomposition (Dang *et al.* 2005 ; Duarte *et al.* 2006), d'autres ont montré qu'elle pouvait accélérer la

décomposition dans certaines conditions environnementales (Bärlocher et Corkum 2003) ou améliorer le taux de consommation des litières par les macro-invertébrés décomposeurs (Lecerf *et al.* 2005). Plusieurs mécanismes ont été proposés afin d'expliquer ces relations tels qu'une complémentarité des enzymes, une facilitation entre les espèces fongiques (Bärlocher et Corkum 2003 ; Duarte *et al.* 2006) ou encore un effet de sélection probabiliste (Bärlocher et Corkum 2003).

- Effets de la diversité des macroinvertébrés détritivores

La littérature suggère que la densité comme la diversité des macroinvertébrés détritivores peut être influencée par la composition en espèces des paquets de litières ainsi que de la pression de prédation (Oberndorfer *et al.* 1984 ; Reice 1991 ; LeRoy et Marks 2006 ; Kominoski et Pringle 2009). Ayant reçu une attention particulière (c'est l'objet de la première publication portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des cours d'eau hétérotrophes (Jonsson et Malmqvist 2000), il a été montré que la diversité des macro-invertébrés décomposeurs pouvait accélérer la décomposition des litières (Jonsson *et al.* 2001) par le biais d'une facilitation entre les espèces et d'une complémentarité des niches du fait d'une compétition inter-spécifique réduite dans les communautés diverses. Néanmoins, il a été montré que cette relation était dépendante du contexte environnemental (McKie *et al.* 2008) ou encore de la durée de l'expérience (Jonsson 2006).

- Effet de la prédation

La pression de prédation, en modifiant à la fois les densités, la diversité et l'activité des macroinvertébrés détritivores (Peckarsky et Dodson 1980 ; Diehl 1992 ; Åbjörnsson *et al.* 2000 ; McIntosh *et al.* 2005) peut altérer les taux de décomposition par des mécanismes trophiques (directs) ou non-trophiques (indirects) (Åbjörnsson *et al.* 2000 ; Greig et McIntosh 2006 ; Boyero *et al.* 2008). L'action directe des prédateurs inclut son effet de prédation sur les densités de proies, et potentiellement une consommation sélective de certains taxa sur la diversité ou la composition des communautés de proies (Schmitz *et al.* 2008). L'action indirecte, impliquant une détection de la présence du prédateur par les proies (Short et Holomuzki 1992 ; Schmitz *et al.* 1997), peut avoir un effet sur les

densités et l'activité des macroinvertébrés, qui adoptent des stratégies d'évitement du prédateur et réduisent de fait leur consommation des litières (Åbjörnsson *et al.* 2000).

- Interactions trophiques

Si la plupart de ces études en manipulant les communautés de manière artificielle ont permis d'explorer les effets potentiels de la diversité à ces différents niveaux trophiques sur la décomposition des litières en cours d'eau de tête de bassin, et ont fourni un panel de théories portant sur les mécanismes impliqués, peu d'entre elles se sont intéressées aux interactions entre différents compartiments du réseau trophique.

Pourtant dans les systèmes naturels, plusieurs niveaux trophiques coexistent et interagissent entre eux. La diversité des organismes au sein de chacun de ces compartiments est susceptible de subir des altérations concomitantes, dont les conséquences restent peu évaluées, pouvant conduire à des effets imprévisibles (Hättenschwiler *et al.* 2005 ; Lecerf *et al.* 2007). De même, si l'on sait que l'altération de la diversité à un niveau trophique donné peu entraîner des modifications dans la structure des communautés et la diversité aux niveaux trophiques adjacents (on parlera de cascade trophique) (Pace *et al.* 1999), l'intégration de cette interdépendance entre compartiments sur le fonctionnement de l'écosystème reste récente (Petchey *et al.* 2004 ; Bruno et O'Connor 2005 ; McIntyre *et al.* 2007 ; Woodward 2009). Si ces aspects ont récemment fait l'objet de plusieurs publications dans divers types d'écosystèmes, ils ont été négligés dans les cours d'eau de tête de bassin (voir Bastian *et al.* (2008)). La plupart de ces relations ont en effet fait l'objet d'études individuelles, peu d'entre elles ayant été considérées de façon intégrée, constituant un frein à notre compréhension globale du fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin. Au vu des contrastes importants dans la façon dont divers écosystèmes et processus répondent à des altérations de la biodiversité, et de l'importance et de la vulnérabilité des cours d'eau de tête de bassin il semble urgent d'adopter ce type d'expérimentation au sein de ces systèmes. La prise en compte des relations trophiques et des conditions abiotiques dans le cadre des études portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes en cours d'eau de tête de bassin est en effet nécessaire à l'identification des mécanismes sous-jacents, à la compréhension des conséquences de l'érosion de la biodiversité dans des scénarios réalistes, et à la mise en place de plans de gestion adaptées à ces écosystèmes.

4. Contexte et problématiques abordées

Ma thèse s'inscrit dans le cadre du projet européen Biocycle – « Biodiversity and biogeochemical cycles: a search for mechanisms across ecosystems » (<http://biocycle.cefe.cnrs.fr>), coordonné par S. Hättenschwiler (CEFE – Montpellier), financé par le biais du programme Eurodiversity de l'ESF (European Science Foundation) et réalisé sous l'aval des initiatives DIVERSITAS. Réunissant un total de quatorze spécialistes européens (plus neuf doctorants et post-doctorants) (Tableau 2), il vise à décrire et comparer les relations entre biodiversité des litières et flux de carbone et de nutriments au sein des réseaux trophiques détritiques dans différents contextes trophiques, climatiques, et différents types d'écosystèmes (terrestre vs. aquatiques). En effet, si ces deux types d'écosystèmes présentent des similitudes d'un point de vue de leur fonctionnement (ils reposent tous deux sur le processus de décomposition des litières), on s'attend à ce que les flux de nutriments y soient régulés de manière différente du fait de conditions abiotiques (structure de l'habitat, variations latitudinales de ces conditions) et biotiques (diversité des ressources et des consommateurs, structure trophique) contrastées. Par exemple il a été montré au sein d'écosystèmes détritiques terrestres que l'influence de divers facteurs climatiques (*e.g.* température, humidité) covariant avec la latitude généraient un gradient latitudinal prononcé dans le processus de décomposition avec une augmentation de son efficacité de l'arctique vers les tropiques, et ce quelque soit la qualité de la litière (Gholz *et al.* 2000). De plus, si la complexité trophique des communautés peut directement altérer le processus de décomposition, son influence dépend également de ces facteurs climatiques et du type d'écosystème considéré avec une contribution relative des macro-invertébrés au processus de décomposition considérée comme plus importante que celle des micro-organismes à de faibles latitudes dans les écosystèmes terrestres (Swift *et al.* 1979) alors qu'une réponse inverse a été suggérée dans les écosystèmes aquatiques (Irons *et al.* 1994).

Le projet biocycle a réalisé une expérience permettant l'évaluation des effets de la diversité des litières sur les taux de décomposition le long d'un gradient de latitude et dans différents types d'écosystèmes. Une partie des résultats de cette expérience est traitée en chapitre 1 et 4. Cinq paires de sites ont été choisies incluant des zones subarctiques, boreales, tempérées, méditerranéennes et tropicales. Dans chacun de ces biomes ont été sélectionnés un site terrestre et un site aquatique recevant les mêmes types de litières.

Tableau 2 : Membres du projet BioCycle

Principal investigators	
Dr. Stephan Hättenschwiler	CEFE-CNRS (Montpellier, France)
Dr. Eric Chauvet	CNRS, Ecolab - Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle (Toulouse, France)
Prof. Stefan Scheu	Johann-Friedrich-Blumenbach-Institut für Zoologie und Anthropologie (Göttingen, Germany)
Dr. Waltraud Schulze	Max Planck Institut für Molekulare Pflanzenphysiologie (Golm, Germany)
Prof. Rien Aerts	Department of Systems Ecology, Vrije Universiteit (Amsterdam, Netherlands)
Prof. Frank Berendse	Nature Conservation and Plant Ecology Group, Centre for Ecosystem Studies, Wageningen University (Wageningen, Netherlands)
Prof. Marten Scheffer	Group of Aquatic Ecology, Wageningen University (Wageningen, Netherlands)
Prof. Björn Malmqvist	Department of Ecology & Environmental Sciences, University of Umeå (Umeå, Sweden)
Prof. Mark O. Gessner	Department of Aquatic Ecology, EAWAG/ETH (Dübendorf, Switzerland)
Prof. Bernhard Schmid	Institute of Evolutionary Biology and Environmental Studies, Universität Zürich (Zürich, Switzerland)
Associated partners	
Dr. Harald Auge	Helmholtz Centre for Environmental Research - UFZ, Department of Community Ecology (Halle, Germany)
Prof. Ernst-Detlef Schulze	Biogeochemical Processes (Jena, Germany)
Prof. Nina Buchmann	Grassland Science, ETH Zürich (Zürich, Switzerland)
Prof. Catherine Potvin	McGill University, Department of Biology (Montréal, Canada)
Post doctoral associates	
Tanya Handa, Postdoc/Associated researcher, January 2007 – December 2009	
Brendan McKie, Post-Doctoral Research Associate, April 2006 – May 2008	
Olaf Butenschön, Postdoctoral fellow, March 2007 – March 2010	
Arne Hammrich, Postdoctoral fellow, October 2008 – December 2008	
Markus Schindler, Postdoctoral fellow, October 2006 – January 2008	
PhD students	
Veronique Vos, PhD student, January 2007 – August 2011	
Andreas Bruder, PhD student, May 2007 – December 2010	
Marika A. Makkonen, PhD student, 15 May 2007 – 1 November 2011	
Jérémy Jabiol, PhD student, October 2007 – November 2010	

Par l'utilisation d'un protocole commun pour chacun de ces sites, l'objet de cette expérience est de tester les hypothèses suivantes :

- La diversité des litières et des consommateurs influencent de manière interactive les flux de carbone et de nutriments au cours du processus de décomposition, avec une diminution de son efficacité à mesure que la biodiversité diminue.
- L'importance de la diversité dans la détermination du processus de décomposition diminue avec les contraintes environnementales sous-jacentes au gradient de latitude.
- La diversité influence d'avantage le processus de décomposition dans les milieux terrestres que dans les milieux aquatiques. Une complémentarité entre différentes espèces de consommateurs dans leur utilisation de la ressource est plus probable au sein d'environnements structurés tel que le sol, par rapport à des environnements homogènes tel que l'eau.

L'objet de ma thèse est plus précisément d'évaluer les conséquences d'une altération de la biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème par le biais de différents mécanismes : 1) la biodiversité au sein d'un groupe trophique peut modifier ses propres performances, 2) cette relation entre diversité et fonction peut être altérée par la structure trophique du système (influence des niveaux trophiques adjacents), et enfin 3) une altération de la diversité à un niveau trophique donné peut se répercuter au sein du réseau trophique en entraînant des extinctions secondaires (*e.g.*, cascades trophiques) susceptibles d'altérer en retour le fonctionnement de l'écosystème. En figure 5 j'expose par quelles voies les taux de décomposition peuvent être altérés par la composition de la communauté, en considérant que les effets de la diversité dans un groupe trophique donné impliquent une altération de l'activité d'une partie (au moins) des organismes qui le composent.

Le chapitre 1 présente les résultats obtenus pour la partie Méditerranéenne aquatique de l'expérience principale du projet Biocycle dont j'ai eu la responsabilité. J'y ai évalué l'effet de la diversité des litières sur les communautés de macroinvertébrés détritivores et sur la décomposition des litières, et manipulé la diversité des macroinvertébrés afin d'identifier si les effets des mélanges de litières étaient indépendants de la structure

trophique, ou au contraire étaient générés par une altération de la communauté des macroinvertébrés décomposeurs. Dans un deuxième chapitre j'ai étendu ce principe aux hyphomycètes aquatiques en testant l'hypothèse selon laquelle la composition des paquets de litières altérerait la communauté fongique, ce qui modifierait dans un second temps la consommation des différentes espèces de litière par les macroinvertébrés détritivores. Ces deux premières expériences réalisées sur le terrain permettent l'évaluation de l'importance de modifications secondaires de la composition des communautés sur le fonctionnement de l'écosystème (mécanismes 1 et 3). Au contraire, le chapitre 3 présente une expérience de laboratoire au cours de laquelle j'ai contrôlé directement la diversité à trois niveaux trophiques, permettant la description des liens directs entre diversité et performance des organismes détritivores (mécanisme 1), ainsi que de l'altération de ces relations par la structure du réseau trophique (mécanisme 2). Finalement le chapitre 4 constitue une évaluation de la diversité fongique associée aux différents sites aquatiques de l'expérience du projet Biocycle. Il décrit les variations de la biodiversité fongique aquatique le long du gradient de latitude, point essentiel à l'appréhension de l'importance des champignons aquatiques sur le fonctionnement de l'écosystème au sein de différents biomes.

Enfin, l'annexe 1 présente les résultats préliminaires d'une expérience réalisée en collaboration avec Julien Cornut (doctorant Ecolab), ce pourquoi elle ne figure pas dans ma thèse en tant que chapitre à part entière. Nous y avons évalué l'impact des facteurs bottom-up (qualité et diversité des litières) et top-down (présence d'un prédateur) sur la structuration des communautés de macroinvertébrés détritivores et sur le processus de décomposition.

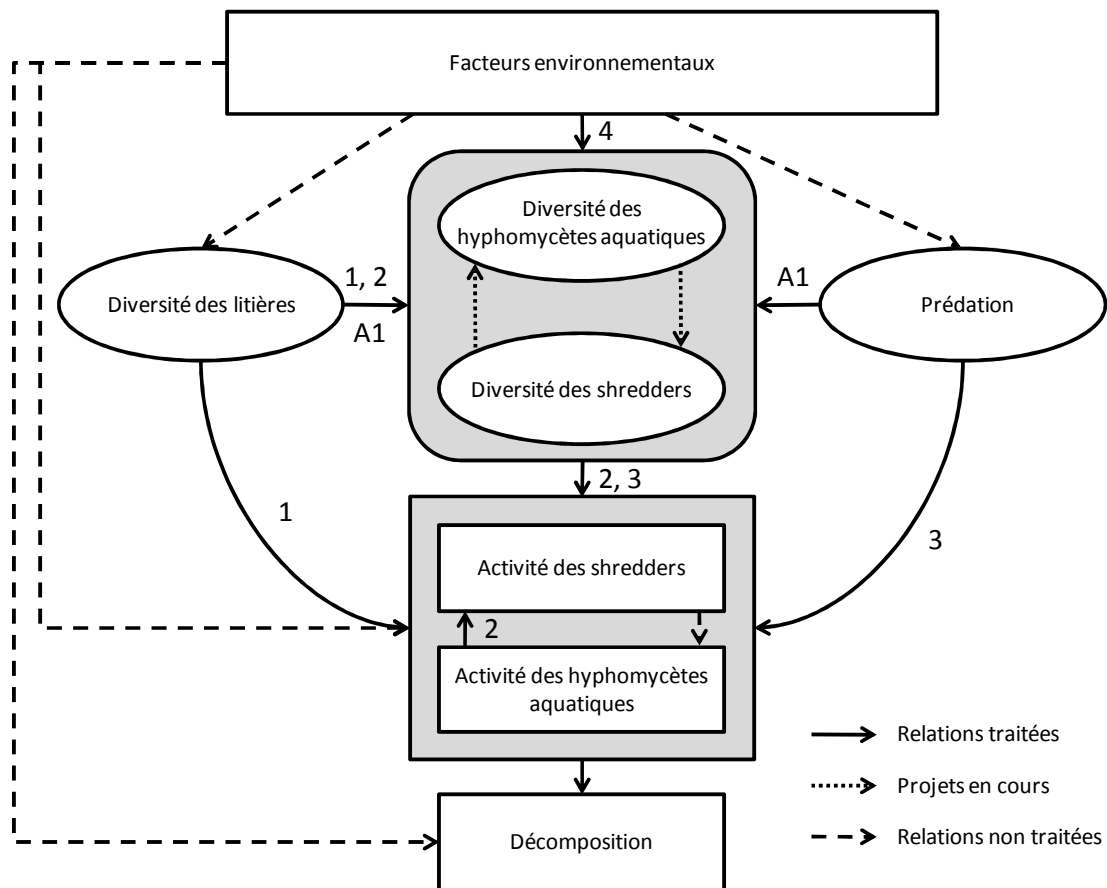


Figure 5 : Proposition schématique des interactions potentielles, trophiques et non-trophiques, pouvant altérer la décomposition des litières en cours d'eau de tête de bassin. Chaque flèche correspond à une relation directe, et est représentée en continu, tiret ou pointillé selon qu'elle a été explicitement évaluée lors de cette thèse, qu'elle correspond à un projet en cours, ou non. Les ellipses correspondent aux composantes relatives à la structure des communautés tandis que les rectangles représentent une mesure quantitative des propriétés du système. Les zones grisées constituent des regroupements de différents compartiments pour une meilleure lisibilité. Les relations ancrées à ces zones s'appliquent à l'ensemble des compartiments qu'elles contiennent. Les numéros font référence aux chapitres dans lesquels chacune des relations est abordée (chapitres 1, 2, 3, 4 et Annexe 1).

1. Pertes de masse foliaire

Les pertes de masse de litières permettent de refléter le fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin hétérotrophe. Elles constituent une mesure des taux de décomposition et de l'efficacité des flux de nutriments et d'énergie au sein de l'écosystème. Sur le terrain, elles peuvent refléter le bon fonctionnement de l'écosystème (Gessner et Chauvet 2002), et constituent une mesure synthétique du fonctionnement de l'écosystème. Elles sont généralement évaluées par la technique des sacs à litière qui a été très largement utilisée par de nombreux auteurs afin de déterminer les taux de décomposition des litières en milieu aquatique (Bärlocher 2005). Le principe consiste à enfermer une masse connue de feuilles séchées (à l'air) dans un sachet, ancré lui-même au fond du cours d'eau. Après un temps d'immersion défini par l'expérimentateur le sac est sorti de l'eau, les feuilles nettoyées, séchées à l'étuve et pesées. Connaissant la masse initiale de litière on peut ainsi déterminer une perte de masse, que l'on exprimera en termes de pourcentage de masse restante, qui constitue un reflet de l'efficacité du processus de décomposition. Bien que critiquée en ce que les conditions dans de tels sacs ne reflètent pas les conditions réelles du milieu (Boulton et Boon 1991 ; Bärlocher 1997), cette méthode présente l'intérêt indéniable de permettre, par l'utilisation de filets de mailles différentes, la manipulation *in situ* des communautés de décomposeurs, par l'exclusion de certains groupes en fonction de leur taille. En effet des mailles grossières (5-10mm) permettront l'accès aux litières par la majorité des organismes tandis que des mailles fines (0.2-0.3mm) n'autoriseront l'accès qu'aux décomposeurs microbiens (Figure 6).

Si les études de terrain permettent de caractériser *in situ* les taux de décomposition des litières, les expériences en laboratoire sont bien souvent nécessaires lorsque l'on veut par exemple étudier certains mécanismes relatifs au comportement des macro-invertébrés, ou encore manipuler la diversité fongique. Dans ce cadre, les litières sont souvent présentées aux détritivores sous forme de rondelles de dimension standard, qui permettent un conditionnement des litières plus aisé (inoculation par les champignons, stérilisation) et

dont la masse initiale sèche (pas toujours disponible) peut être estimée grâce à un lot de rondelles témoin représentatif.

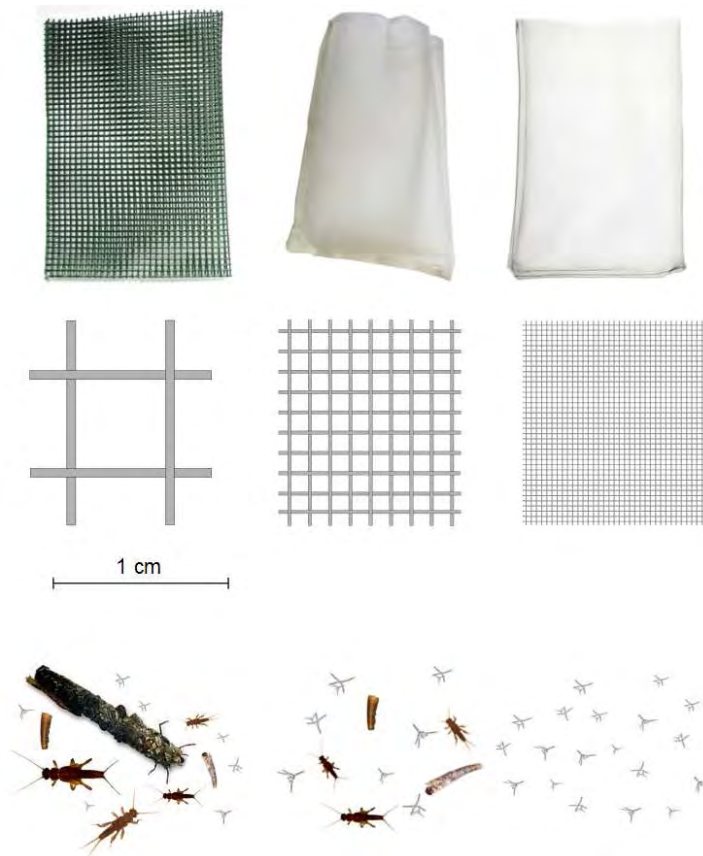


Figure 6 : Principe de la méthode des sacs à litière avec différents types de maille. Les filets à grosse maille (à droite) permettent l'accès à l'ensemble de la communauté de décomposeurs, les filets à maille intermédiaire (au milieu) permettent l'accès aux champignons et aux macroinvertébrés de petite taille, et enfin les filets à fine maille (à gauche) excluent l'ensemble des macroinvertébrés.

Au cours de ma thèse j'ai réalisé deux expériences de laboratoire en microcosmes. Les microcosmes utilisés consistaient en des barquettes en plastiques contenant de l'eau du ruisseau étudié et dans lesquelles étaient placés un lot de rondelles inoculées par des communautés d'hyphomycètes aquatiques naturelles (Chapitre 2) ou artificielles (chapitre 3), ainsi que des macro-invertébrés décomposeurs. Les microcosmes sont mis en chambre froide (température $\leq 10^{\circ}\text{C}$) pour la durée de l'expérience. Pour l'expérience du chapitre 3, l'eau contenue dans les microcosmes a été continuellement aérée afin de garantir son

niveau d'oxygénation. Au cours du chapitre 2, la faible densité de macroinvertébrés (1 par microcosme) et le faible volume d'eau contenu dans chaque microcosme permet une oxygénation de l'eau acceptable sans avoir recours à une aération supplémentaire.

A la fin de l'expérience, les disques ainsi que les macro-invertébrés sont lyophilisés puis pesés au 0.01 mg près. Au cours du chapitre 2 j'ai alors calculé un taux de consommation comme suit :

$$C = \frac{M_i - M_f}{M_s} \text{ (mg/mg)}$$

où M_i et M_f sont la masse des disques (initiale estimée et finale mesurée, respectivement)

et M_s la masse finale des shredders mesurée à la fin de l'expérience.

Pour le chapitre 3 par contre, j'ai utilisé une valeur de LPE (« Leaf Processing Efficiency »). Cette mesure prend en compte la capacité métabolique (MC) des détritivores, qui considère une relation exponentielle ($MC = \text{masse}^{0.75}$; relation de Kleiber) (voir Brown *et al* (2004)) entre la capacité métabolique et la taille des individus. La LPE est alors le ratio entre la masse de litière consommée par les macroinvertébrés et leur capacité métabolique. Autrement dit elle consiste en le ratio entre la consommation observée et la consommation attendue par la relation de Kleiber. Elle est exprimée en pourcentage de perte de masse par unité de MC.

2. Hyphomycètes aquatiques

2.1 Isolement, culture et inoculation

La manipulation de la diversité des communautés fongiques associées aux litières (chapitre 3) nécessite la sélection, la mise en culture et le maintien de souches d'hyphomycètes aquatiques. Ces souches sont obtenues à partir d'échantillons d'écume prélevée sur le terrain, dans laquelle les conidies se trouvent fréquemment piégées (Ingold 1966). L'écume est étalée sur un milieu gélosé Malt-Agar (Malt 1% avec antibiotiques), et les conidies peuvent alors être repiquées individuellement sur un milieu nutritif (Malt

2% sans antibiotiques) après identification au microscope. Ces repiquages sont conservés à température moyenne (10-15°C) afin de permettre la germination de la spore et le développement de la colonie. Lorsque cette dernière atteint une dimension requise (en général 2-3 semaines), on prélève un morceau de gélose colonisé par le champignon (par exemple 5 lamelles d'environ 5x15mm) que l'on transfère, dans un environnement stérile, en microcosmes aéré en milieu nutritif liquide stérilisé (par litre : 0,01 g KNO₃, 0,55 mg K₂HPO₄, 0,1 g CaCl₂, 0,01 g MgSO₄ · 7H₂O, pH ajusté à 7) (Figure 7). Cette mise en milieu liquide entraîne la production de spores par la colonie. On peut alors confirmer l'identité taxonomique de la souche, et disposer des spores pour éventuellement amplifier la production (par étalement de la suspension de spores sur une nouvelle gélose) et inoculer les litières préalablement découpées en rondelles et stérilisées (autoclave). Les techniques d'isolement, de cultures et de conservation sont décrites de manière plus détaillée dans Descals (2005) et Marvanová (2005).



Figure 7 : Microcosme utilisé pour la culture d'hyphomycètes aquatiques. L'extrémité est reliée à une pompe à air permettant une aération et une agitation constante sous l'effet du bullage. Dans le corps du microcosme sont placés du milieu liquide nutritif ainsi que du substrat (rondelles ou gélose).

Pour l'expérience présentée en chapitre 3, j'ai sélectionné 6 souches d'hyphomycètes aquatiques représentatives du cours d'eau dans lequel elles avaient été prélevées (Rémillassé). Ces espèces sont illustrées en figure 8. Après mise en culture en milieu liquide (microcosme aéré) j'ai procédé à l'inoculation de disques de litières préalablement autoclavés dans des Erlenmeyers contenant 800 mL de milieu stérilisé. Dans chacun d'entre eux ont été ajoutés un total de 90.000 conidies par ajout d'un volume approprié de suspension de spores. Le volume de milieu contenant ces conidies est déterminé par le calcul de la densité de spores dans les cultures, par mise entre lame et lamelle d'une goutte de suspension de volume connu ensuite colorée à la Fushine acide. Les spores sont comptées au microscope afin de déduire la concentration en conidies de la suspension, donc le volume à prélever pour avoir le nombre de spores voulu.

Les erlenmeyers ont ensuite été placés à 15°C, constamment aérés et agités afin d'homogénéiser la suspension de spores. Le milieu a été renouvelé 3 fois par semaine afin d'extraire les produits d'excrétion et les lessivats libérés par les rondelles.

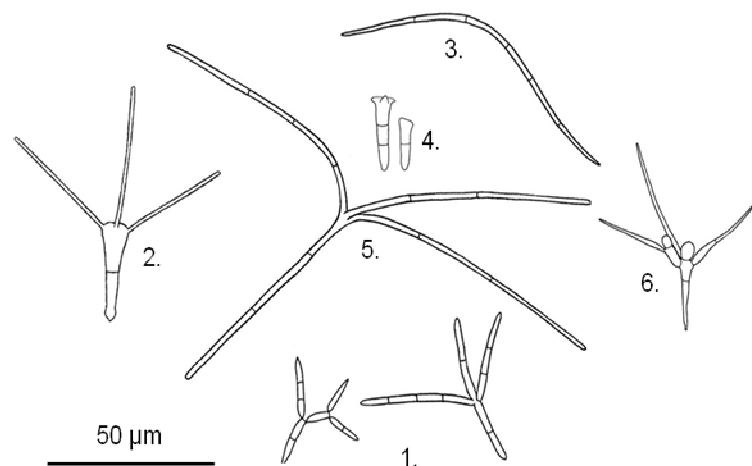


Figure 8 : Conidies des espèces d'hyphomycètes utilisées au cours de l'expérience du chapitre 3. Adapté de Gulis *et al* (2005). 1. *Articulospora tetracladia*, 2. *Clavariopsis aquatica*, 3. *Flagellospora curvula*, 4. *Heliscus lugdunensis*, 5. *Tetrachaetum elegans* et 6. *Tetracladium marchalianum*.

2.2 Sporulation

Bien qu'il soit a priori impossible de manipuler la diversité fongique *in situ*, on peut être intéressé par la caractérisation des communautés d'hyphomycètes aquatiques associées aux litières suite à une expérience de terrain. Les conidies d'hyphomycètes aquatiques, mesurant de quelques à plusieurs centaines de micromètres, sont identifiées au microscope (voir Bärlocher (2005)). Pour ce faire, on découpe des rondelles (5-10 généralement) dans les litières inoculées, que l'on place ensuite dans une boîte de Pétri contenant 20mL d'eau déminéralisée (ou eau filtrée de la rivière d'origine).

Les échantillons sont alors incubés à température voulue (celle du cours d'eau par exemple) sous constante agitation (agitateur orbital, 100 tours par minute). Après 24h (chapitre 2) ou 240 degrés - heures (chapitre 4) d'incubation, on récupère la suspension contenant les spores produites que l'on fixe au formol (concentration finale 1-2%). Les rondelles sont séchées puis pesées au 0.01mg près.

Un aliquot de chaque échantillon peut alors être filtré, coloré au bleu Trypan puis placé entre lame et lamelle. Les spores piégés sur le filtre sont alors comptées et identifiés au microscope (x 200-400). En fonction de la densité de spores produite, on pourra dénombrer l'ensemble des spores présentes, ou sur un nombre de champs de surface connue. On peut alors rapporter le nombre de spores comptées par espèce au volume total du filtre, puis au volume total de l'échantillon et éventuellement à la masse des rondelles et au temps d'inoculation. On obtient alors des informations sur la diversité des champignons pour chaque échantillon, ainsi que sur le taux de sporulation qui reflète l'activité fongique.

2.3 Quantification de la biomasse mycélienne

L'activité microbienne peut être évaluée par diverses techniques (taux d'incorporation d'acétate-¹⁴C, respirométrie, dosage de l'ATP ou de l'ergostérol...) (voir Gessner *et al.* (2003)). Etant donné que je n'ai basé mes études que sur l'activité fongique (au contraire

de l'ATP et de la respirométrie), négligeant l'implication des bactéries, j'ai utilisé une méthode spécifique des champignons : le dosage de l'ergostérol. L'ergostérol est un composant majeur de la membrane cellulaire chez les champignons, dont la concentration constitue une mesure fiable de la biomasse fongique associée au substrat (Suberkropp *et al.* 1993). En effet, son dosage permet d'estimer la biomasse du mycélium fongique, généralement intriqué dans son substrat (ici la litière) dont il est impossible de le séparer physiquement. Ainsi, une extraction en phase liquide par saponification (méthanol/KOH) suivie d'une phase de purification (cartouches SPE), réalisées à partir de lots de 4 rondelles de feuilles conservées au congélateur puis lyophilisées permet de récupérer l'ergostérol contenu dans la litière dans une solution d'isopropanol. L'ergostérol contenu dans cette solution est alors dosé par HPLC (High Performance Liquid Chromatography), et permet de déduire la biomasse mycélienne contenue dans le lot de rondelles que l'on aura pesé au 0.1mg près. La procédure de dosage est décrite plus précisément dans Gessner (2005). La biomasse fongique pourra être calculée par l'utilisation de facteurs de conversion standards, correspondant à la proportion massique moyenne d'ergostérol contenue dans le mycélium des hyphomycètes aquatiques (Gessner et Chauvet 1993). La biomasse fongique sera alors exprimée en mg/mg de litière.

3. Macro-invertébrés

3.1 Maintien au laboratoire

De même que pour les hyphomycètes aquatiques, la manipulation de la diversité des shredders nécessite le maintien d'individus au laboratoire (voir Cobo (2005)). Les individus sont collectés sur le terrain à partir d'échantillons de litières naturelles ou de sédiments. Ils sont ensuite séparés de leur substrat avec précaution et leur identification est éventuellement confirmée à la loupe binoculaire. Leur maintien au laboratoire s'effectue dans des aquariums contenant de l'eau de la rivière (éventuellement filtrée) à basse température (<10°C), sous constante aération (bulleurs d'aquariophilie). Ils sont nourris pendant la stabulation avec un assemblage de litières naturellement inoculées, prélevées ou inoculées dans le cours d'eau par l'expérimentateur pendant plusieurs semaines (sacs à fine maille) et préalablement nettoyées. Afin d'éliminer les produits

d'excrétion et les particules fines générés par leur activité, l'eau de l'aquarium est renouvelée 1 à 2 fois par semaine selon la densité d'individus. Les individus sont généralement mis au jeûne 24h avant le début de l'expérience, en particulier dans le cas d'expériences de consommation sur une courte durée. A la fin de l'expérience, ils sont sacrifiés et séchés à l'étuve (ou lyophilisés) si l'on veut en connaître la biomasse ou la composition élémentaire.

3.2 Identification et conservation

Au cours d'expériences de terrain, on peut vouloir mesurer *a posteriori* la diversité, la densité ou encore la biomasse des macro-invertébrés associés aux sacs à litière. Lorsque les sacs à litières sont retirés du cours d'eau, on les place dans des sachets plastiques (sacs congélation zip-lock par exemple). Au laboratoire, les feuilles sont nettoyées (voir II.1) et les macro-invertébrés récoltés puis fixés à l'éthanol à 70°. Les macroinvertébrés sont alors dénombrés et identifiés à la loupe binoculaire (x 20 - 40) à l'aide de clés de détermination. Au cours du chapitre 1 les macroinvertébrés ont été identifiés au niveau générique. Ce niveau taxonomique permet en règle générale de déterminer le groupe fonctionnel des organismes et donc d'identifier lesquels sont susceptibles de participer à la décomposition des litières. Les identifications et les attributions aux groupes fonctionnels ont été réalisées à l'aide des ouvrages suivant : Tachet *et al.* (2000) et Aubert (1959). Les macro-invertébrés peuvent alors être pesés au milligramme près après séchage à l'étuve pendant 24 heures à 105°C afin d'obtenir une mesure de la biomasse d'invertébrés au moment de la récolte des filets.

CHAPITRE 1. EFFETS DE LA DIVERSITE DES LITIÈRES SUR LA DECOMPOSITION ET LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES DETRITIVORES DANS UN COURS D'EAU MEDITERRANEEN.

Résumé

Au cours de ce chapitre je me suis essentiellement intéressé aux impacts d'une altération dans la composition en espèces des paquets de litières sur les taux de décomposition et les communautés de macroinvertébrés benthiques. Des études antérieures ont montré que l'efficacité de la décomposition était déterminée principalement par les propriétés physico chimiques des litières. Toutefois, nombre d'études ont montré qu'au sein de paquets de litières divers, les taux de décomposition des différents types de litières ne sont pas prévisibles au vu des taux de décomposition observés sur les mêmes litières lorsqu'elles sont isolées. Ce phénomène peut être expliqué par différents mécanismes, et sembleraient être lié au comportement des macroinvertébrés détritivores qui favoriserait la décomposition des espèces labiles au sein des mélanges (préférences alimentaires, acquisition de ressources complémentaires) et bénéficierait d'un habitat structuré et durable grâce aux espèces plus réfractaires. Toutefois il pourrait également résulter indirectement d'une altération de la communauté de détritivores (densité et/ou diversité) entraînant dans un deuxième temps des modifications des taux de décomposition.

Par une expérience de terrain réalisée dans un cours d'eau de tête de bassin Méditerranéen dans le cadre du projet Biocycle, nous avons évalué séparément l'influence de ces deux mécanismes sur les effets de mélanges de litières sur les taux de décomposition. Dans ce but nous avons manipulé en parallèle la diversité des litières (1 à 4 espèces) et celle des décomposeurs par l'utilisation de sacs à litières de différentes mailles (0.25, 1 et 5mm) dans un plan factoriel complet.

Nous avons observé que la composition en espèces des paquets de litières pouvait altérer les taux de décomposition ainsi que la densité des macroinvertébrés détritivores, mais pas la diversité. De même, les effets de mélange sur les taux de décomposition, qui consistent en une accélération des taux de décomposition des espèces labiles, n'ont été observés que dans les sacs à moyenne et grosse maille suggérant qu'elles sont directement liées à la présence de macroinvertébrés. Nos résultats suggèrent que la présence de certaines espèces au sein de paquets de litières assure une densité importante de macroinvertébrés détritivores, qui se focalisent alors sur les espèces les plus labiles du paquet de litière, faisant ainsi appel aux deux mécanismes suggérés. L'altération de la diversité des macroinvertébrés par l'utilisation de sacs de maille intermédiaire a entraîné une diminution globale des taux de décomposition, mais pas des effets des mélanges. Toutefois elle a été compensée par une densité accrue des espèces de petite taille, rendant difficile son interprétation.

Jérémy Jabiol et Eric Chauvet (manuscrit en préparation)

Abstract

- 1. While the decomposition of single species can be predicted from physical and chemical properties of the litter, several studies showed that decomposition of mixtures is often unpredictable from the decomposition of monocultures. Such mixture effect has been shown to occur preferentially when mixing contrasted types of litter.**
- 2. Moreover, while litter diversity can also modify decomposers community structure and density, few studies have assessed effects of the alteration of the shredder community. Such an alteration could be partly responsible for litter mixture effects on decomposition. Moreover, concomitant alterations of diversity at the resource and the consumer trophic levels can have complex effects on ecosystem processes, but have been poorly studied in detritus based ecosystems.**
- 3. We conducted a field experiment in the Maureillas, a French Mediterranean stream where we manipulated litter diversity (1-4 sp) and macroinvertebrate communities by using different mesh sizes (0.25, 1 and 5 mm) thus excluding some species according to their body size, or allowing to assess the effect of microbial decomposers alone. We primarily tested the fact that litter diversity increases macroinvertebrate diversity and/or density, concomitant to increased leaf mass loss. Secondly, we described the effect of concomitant loss in litter and macroinvertebrate diversity on leaf litter decomposition.**
- 4. Results suggest that non-additive effects of litter mixtures on decomposition occur related to an increased shredders density in leaf packs containing labile species. The decrease of diversity due to the mesh size treatment was compensated by increased densities of small bodied individuals, making difficult to distinguish between diversity and density effects.**

Key-words: decomposition, litter mixtures, shredders diversity, Mediterranean streams

Introduction

During past decades, humans have deeply altered the environment in many ways (Vitousek 1994). This has led to an alteration of the biological diversity at both global and local scales by modifying the distribution of species (Chapin *et al.* 2000), with the riparian vegetation being particularly affected (Naiman et Decamps 1997 ; Nilsson et Berggren 2000). Allochthonous litter from that vegetation constitutes the basic resource for headwater streams (Vannote *et al.* 1980 ; Wallace *et al.* 1997), which are ecosystems providing essential services to humanity (Gleik 1993 ; Costanza *et al.* 1997). Thus the study of the consequence of such shift in the composition and/or structure of the riparian community (*i.e.*, of the identity and diversity of litter) on decomposition rates in these systems has become a central issue in stream ecology (Lecerf et Richardson 2009 ; Kominoski *et al.* 2010).

Decomposition rates of individual species can be explained by several factors including leaf physico-chemical properties (Melillo *et al.* 1982 ; Gallardo et Merino 1993 ; Ostrofsky 1997 ; LeRoy et Marks 2006) and the composition of the community of decomposers including both microbes and macroinvertebrates (Cummins et Klug 1979 ; Gessner et Chauvet 1994 ; Graça 2001 ; Hieber et Gessner 2002). However some studies have concluded that decomposition rates of mixtures (*i.e.*, diverse leaf accumulations) could not be predictable from monocultures' processing rates (Gartner et Cardon 2004). Several of them suggest that the shredders community structure and activity could be responsible for such mixture effects. Different mechanisms involving the effect of litter diversity on shredders activity or feeding behavior (*e.g.*, preferential feeding) have been proposed (Swan et Palmer 2006). For instance, litter with different nutrient content may constitute a complementary resource for macroinvertebrates which would increase their leaf-eating activity when acquiring diverse source of nutrients (Rapport 1980 ; Bernays *et al.* 1994), and provide a basis for a niche partitioning between different shredder species exhibiting different feeding preferences. It has also been pointed out that litter was more than a food resource and may constitute a structured and durable habitat for macroinvertebrates allowing them to shelter against predators or perturbations and thus increase their individual consumption rates on nutritive litter species (Richardson 1992 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009). Therefore, this mechanism would lead to an increased decomposition of labile species when mixed with refractory ones (Sanpera-Calbet *et al.*

2009). To the contrary, refractory leaves may constitute a shield within litter packs preventing decomposers from colonizing and accessing labile species, thus lowering their decomposition rate (Swan *et al.* 2008). As a consequence it has been suggested that litter mixture effects were more likely to occur when contrasted litter types were mixed together (Hoorens *et al.* 2003 ; Gartner et Cardon 2004 ; Hättenschwiler *et al.* 2005 ; Schindler et Gessner 2009 ; Lecerf *et al.* in press).

However, litter mixing can also result in an alteration of decomposers community composition, structure and/or density through bottom-up cascading effects (LeRoy et Marks 2006 ; Kominoski et Pringle 2009). For instance litter packs containing labile species could attract a more diverse and/or dense community of shredders. Increased shredders diversity could lead as a second step to increased overall leaf decomposition since macroinvertebrates may exhibit different feeding behavior, nutritive needs and preferences conferring a better resource partitioning and reduced intra-specific competition in highly vs. poorly diverse shredders communities (Jonsson et Malmqvist 2000). Most of the previous field studies while assessing the effects of litter diversity on decomposers communities (Kominoski et Pringle 2009 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009) rarely manipulated shredders diversity directly, making difficult to assess the extent of which increased shredder diversity in diverse litter pack could explain the litter mixture effects. We suggest that such an alteration of diversity at several trophic levels would have stronger effects on litter mixtures decomposition than observed in laboratory experiments (*i.e.*, relying on artificial shredders communities) (Dyer et Letourneau 2003 ; Duffy *et al.* 2007 ; Thébault *et al.* 2007). However the consequences of concomitant manipulation of both litter and shredders diversity on leaf litter decomposition, which could lead to unexpected patterns (Duffy *et al.* 2007 ; Bastian *et al.* 2008) have never been addressed in a field experiment.

Finally, while a central scope of biodiversity and ecosystem functioning experiments is to embrace various biomes and systems to generalize conclusions across ecosystem types (Loreau *et al.* 2001), the effect of litter and macroinvertebrates diversity on decomposition has never been assessed in Mediterranean streams. Nevertheless, such systems may exhibit particular combinations of litter and shredders species. Particularly, Mediterranean plant species exhibit a broad range and heterogeneity of traits with typical sclerophyllous Mediterranean species showing leaf adaptations against hard climatic and edaphic conditions (wax, cuticle, thickness and toughness) conferring low litter

decomposition rates (Gallardo et Merino 1993 ; Gillon *et al.* 1994 ; Aerts 1997 ; Fioretto *et al.* 2007) compared with most riparian species (*e.g.* alder, ash, willow). According to previous studies, this high heterogeneity should make litter mixture effects likely to occur.

We conducted a field experiment in the Maureillas, a low-order stream located in a Mediterranean area in Southern France. We manipulated litter diversity (1-4 species) using contrasted litter types including both slow and fast decomposing species naturally occurring in this area. Shredders diversity was indirectly manipulated concomitantly using litter bags made of 3 different mesh sizes. This technique allowed the exclusion of macroinvertebrates according to their body size and thus simulated the loss of large bodied species which may exhibit different functional properties than smaller ones.

This manipulation of diversity at more than one trophic level allowing testing for mixture effects in different trophic contexts aimed at understanding the mechanisms responsible for such mixture effects. We hypothesized: (1) interactive effects between leaf litter species on their respective decomposition leading to unpredictable decomposition rates in mixtures, (2) alterations of shredders community associated to litter mixtures, and (3) strong link between changes in decomposer communities and the mixture effect on decomposition.

Material and Methods

Experimental site

The field experiment was conducted from the 26th November 2007 to the 2nd January 2008 in the Maureillas, a French Pyrenean piedmont stream (02°47'57''E, 42°28'17''N; elevation: 200 m a.s.l.). This stream runs under a Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex* (L.) and is lined by riparian vegetation mainly composed of deciduous such as *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Fraxinus angustifolia* (Vahl), *Pistacia terebinthus* (L.), *Acer campestre* (L.) and *Corylus avellana* (L.).

Experimental design

We used 4 different litter species naturally found in the Mediterranean area: *Alnus glutinosa*, *Fraxinus angustifolia*, *Pistacia terebinthus* and *Quercus ilex*. These species show great contrasts in terms of litter traits and physico-chemical properties. Leaves were collected just after abscission. Litter bags with three different mesh sizes (0.25 mm, 1 mm, 5 mm) were used in order to exclude some decomposers according to their body size, thus artificially altering the within-bags decomposer communities. Small mesh bags didn't allow any decomposer to access but microorganisms (aquatic fungi and bacteria), medium mesh excluded largest macroinvertebrates while coarse ones were accessible to the entire macroinvertebrates community.

In each litter bag type we realized all possible combinations of the 4 litter species including four single species treatments, six 2-species treatments, six 3 species treatments, and a single 4-species treatment. These treatments were replicated 5 times into blocks corresponding to distant (at least 50 m) sections of the same stream. In each litter bag we enclosed a constant total leaf mass of 5 g (*i.e.*, 5 g of the same species in single species treatments, and 2.5 g, 1.67 g and 1.25 g of each species in mixtures of 2, 3 and 4 species respectively). Initial weighing was conducted after a 40°C drying period sufficient for mass of each leaf species to keep constant. Remaining mass was expressed as a percentage of initial mass for each species separately as well as for each litter bag.

The harvesting time of litter bags after 46 days of exposure was determined as falling within 30-50% of remaining mass for *Fraxinus* (the more rapidly decomposing species) in coarse mesh bags as measured in additional bags. After collection, leaves of different litter species were separated from each other and carefully cleaned from macroinvertebrates and fine particulate matter. Leaf material from each species and litter bag was separately weighed after a drying period at 65°C to constant weight. Macroinvertebrates were preserved in 70°C ethanol, and shredders identified at the genus under a dissecting microscope (20-80x) using identification keys (Aubert 1959 ; Tachet *et al.* 2000).

Statistical analyses

We used an ANOVA design with type I SS to assess the additive effects of the presence of each litter species within mixtures, as well as the non-additional terms (diversity effect) (see Kominoski and Pringle (2010) for a similar approach). For leaf mass loss and shredders species richness and density, we used an ANCOVA including a block effect, the initial proportion of each litter as covariates, a litter species richness term, the mesh size as a factor, and an interaction term between mesh size and litter species richness. When the litter species richness term was significant, we conducted a second analysis allowing 2nd order interactions between litter species to identify some specific combinations of litter potentially responsible for a mixture effect. Finally, we computed the analyses on leaf mass loss by replacing mesh size by shredder species richness to check if a reduced diversity in medium mesh bags could explain the observed patterns. All analyses involving shredders diversity were made including only medium and coarse mesh bags because small mesh bags did not contain any shredder. In all analyses, the explained variables were square root transformed to meet normality and variance homogeneity assumptions (checked graphically).

In order to calculate diversity effects, we determined expected remaining masses for each litter species. It was defined for single species in a mixture as the observed remaining mass of the corresponding single species treatment (same mesh and block). Then diversity effect (D) was defined as follows:

$D = -(O - E) / E$, where O is the observed remaining mass and E the expected remaining mass for each individual species. A negative value of D value thus corresponds to a positive non-additive effect of mixture, a positive value means a negative effect, and a null value indicates a purely additive effect of mixture on decomposition (*i.e.*, decomposing at rates predictable from single species treatments).

We tested the effects of litter identity and mesh size on the diversity effect (D) using a mixed model including the litter bag as random factor to control the fact decomposition rates of different litter from a single litter bag are not independent. Fixed effects were the identity of the litter species, the mesh size as well as the interaction between them. Finally a correspondence analysis on shredders communities allowed us to illustrate differences in shredders community composition and structure found statistically significant in

previous analyses. All statistics were performed using the R 2.6.0 software (The R core team 2007).

Results

Average mass loss (percent of initial) were $54.03 (\pm 0.87 SE)$, $41.17 (\pm 0.94 SE)$, $19.64 (\pm 0.36 SE)$ and $17.35 (\pm 0.29 SE)$ for *Fraxinus*, *Alnus*, *Pistacia* and *Quercus* respectively. Mesh sizes treatments altered decomposition rates only in the most labile species (*Alnus* and *Fraxinus*), where we observed differences between coarse and medium or fine mesh bags only. Conversely, we did not find any difference between medium and fine mesh bags whichever the litter species (Figure 1.1).

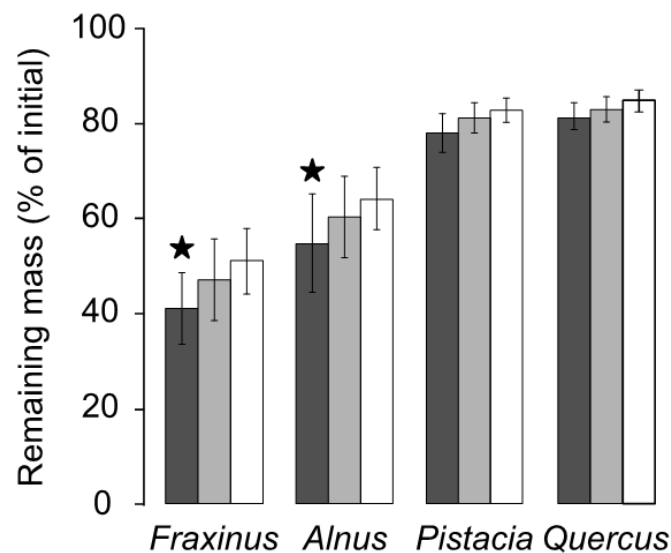


Figure 1.1: Average remaining mass of each litter species in different mesh bags \pm SD (N=40 samples per group). Stars indicate where significant differences between mesh sizes within a litter species have been detected (Tukey's HSD). Dark bars: coarse mesh; Grey bars: medium mesh, White bars: fine mesh.

We observed that litter quality and diversity influenced both macroinvertebrates communities and leaf decomposition. Additive effects on leaf mass loss explained a large proportion of total variance (78.8% of SS; $P < 0.001$) and litter species richness effects remained significant ($P < 0.001$) while explaining a small fraction of the total variance

(1.34% of SS) (Table 1.1-A). This litter diversity effect was due to non-additive effects occurring in mesh bags containing combinations of *Alnus*/*Fraxinus*, *Alnus*/*Pistacia*, *Fraxinus*/*Pistacia* and *Fraxinus*/*Quercus* resulting in corresponding significant second-order interactions ($P < 0.04$) (Table 1.1-B), and consisted in increased decomposition of both *Alnus* and *Fraxinus* within these litter bags (Figure 1.2).

Table 1.1: ANOVA table on leaf litter mass loss at the litter bag level in different treatments of species composition/diversity and mesh size of the litter bags. The initial proportion of each litter species (additive effects) is included as covariates and the effect of block as factor. In A, we assessed the effect of leaf litter diversity while additive effects were fitted and the effect of mesh size (3 levels). In B, we checked interactions between leaf species as responsible for the significance of leaf species richness term. In C, we replaced mesh sizes by the presence / absence of large and small body sized decomposers. Dashes indicate for each analysis factors or covariates which were not tested.

	Df	a) All mesh sizes		b) All mesh sizes		c) Coarse and medium	
		SS	P	SS	P	SS	P
Block	4	8.13	$<1.10^{-3}$	8.13	$<1.10^{-3}$	7.86	$<1.10^{-3}$
<i>Alnus</i>	1	4.30	$<1.10^{-3}$	4.30	$<1.10^{-3}$	8.52	$<1.10^{-3}$
<i>Fraxinus</i>	1	84.19	$<1.10^{-3}$	84.19	$<1.10^{-3}$	95.43	$<1.10^{-3}$
<i>Pistacia</i>	1	22.04	$<1.10^{-3}$	22.04	$<1.10^{-3}$	0.06	0.555
<i>Quercus</i>	1	84.82	$<1.10^{-3}$	84.82	$<1.10^{-3}$	1.46	0.004
Shredders species richness	1	-	-	-	-	0.07	0.521
Mesh size	2	12.64	$<1.10^{-3}$	12.66	$<1.10^{-3}$	-	-
Litter species richness	1	3.34	$<1.10^{-3}$	-	-	2.33	$<1.10^{-3}$
Sd x Ld	1	-	-	-	-	0.26	0.215
Ld x Ms	2	0.40	0.199	-	-	-	-
<i>Alnus</i> x <i>Fraxinus</i>	1	-	-	0.70	0.016	-	-
<i>Alnus</i> x <i>Pistacia</i>	1	-	-	0.16	0.249	-	-
<i>Alnus</i> x <i>Quercus</i>	1	-	-	2.21	$<1.10^{-3}$	-	-
<i>Fraxinus</i> x <i>Pistacia</i>	1	-	-	0.51	0.040	-	-
<i>Fraxinus</i> x <i>Quercus</i>	1	-	-	1.22	0.002	-	-
<i>Pistacia</i> x <i>Quercus</i>	1	-	-	0.23	0.168	-	-

Litter identity influenced shredders densities but not diversity, while mesh size treatment decreased diversity but increased density (Table 1.2; $P=0.004$ and $P<0.001$, respectively) (densities in each taxa and treatment are given in Appendix 1.1) . We observed higher shredders densities in litter bags containing either *Alnus* or *Fraxinus* leaves (with: $18.37 \pm 1.63 SE$ and without: $10.79 \pm 1.38 SE$ individuals per gram of leaves).

The two first axis of the correspondence analysis explained 44 % of the total variance (Figure 1.2). The first axis allowed separating coarse (left part) and medium (right part) mesh bags, the right part of the chart being characterized by higher densities of *Micrasema* while the left part contained a larger variety of taxa, concurring with the higher shredders diversity observed in the previous analysis.

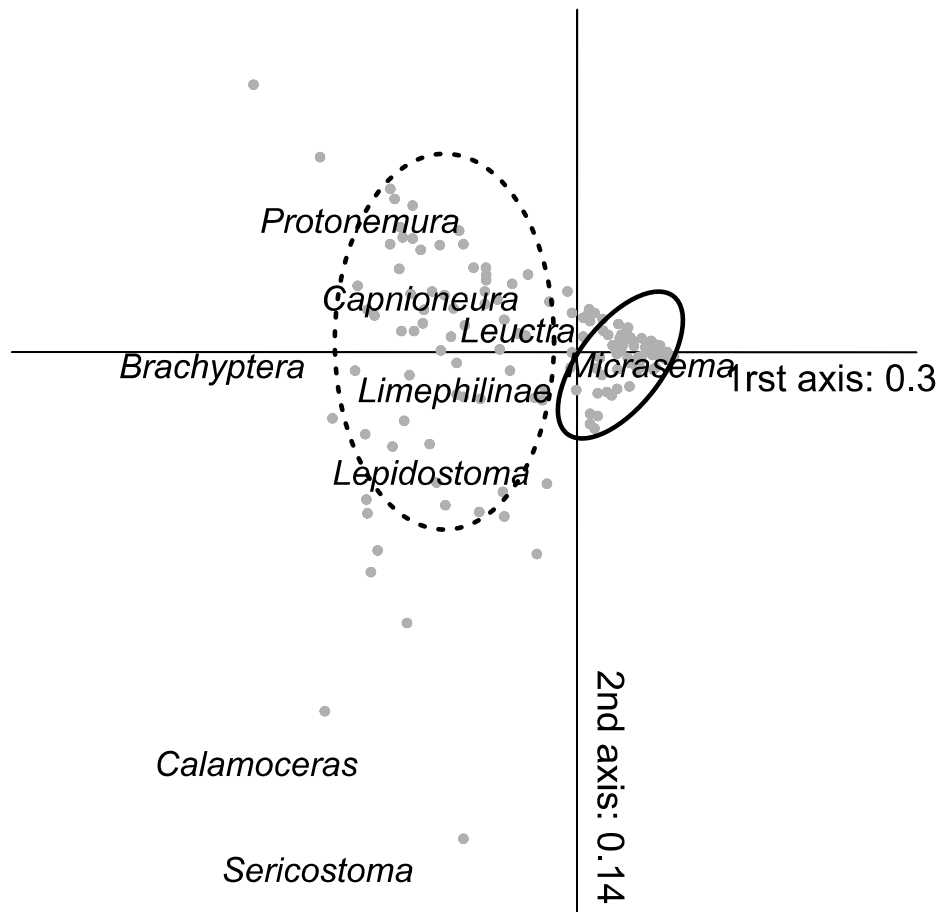


Figure 1.2: Two first axis of the correspondence analysis on shredders communities associated with different mesh sizes, with the projection of each sample (grey points) and variables (taxa). Dashed ellipse represent the coarse mesh bags, and continuous one the medium mesh bags.

Finally, diversity effects (D) (Figure 1.3) depended on both species identity (only observed on *Fraxinus* and *Alnus*) and mesh size, with the highest deviations from expected in coarse (0.051 ± 0.013 SE) and medium mesh bags (0.057 ± 0.010 SE) while no diversity effects were observed in fine mesh bags (0.016 ± 0.008 SE).

Table 1.2: ANCOVA on shredders species richness (a) and density (b) associated with litter bags in different treatments of species composition/diversity and mesh size of the litter bags. The initial proportion of each litter species (additive effects) is included as covariates and the effect of block as factor.

	a) Shredders species richness			b) Shredders density	
	Df	SS	P	SS	P
Block	4	0.69	0.035	12.62	0.031
<i>Alnus</i>	1	0.14	0.150	10.80	0.003
<i>Faaxinus</i>	1	0.02	0.624	11.08	0.002
<i>Pistacia</i>	1	0.00	0.969	0.00	0.962
<i>Quercus</i>	1	0.13	0.154	0.30	0.610
Mesh size	1	0.56	0.004	70.87	<1.10 ⁻³
Litter species richness	1	0.02	0.568	0.71	0.433
Ld x Ms	1	0.04	0.463	0.00	0.964

Discussion

Using intermediate mesh sizes allowed us to exclude large body size macroinvertebrates which lead to decreased decomposition rate in small and medium mesh bags. It resulted in decreased shredders diversity, and thus allowed manipulation of both litter and shredders diversities. Such concomitant alteration of diversity at several trophic levels has been shown to have potential interactive and synergistic consequences on ecosystem process rates in other systems (Mulder *et al.* 1999 ; Gamfeldt *et al.* 2005 ; Bruno *et al.* 2008)

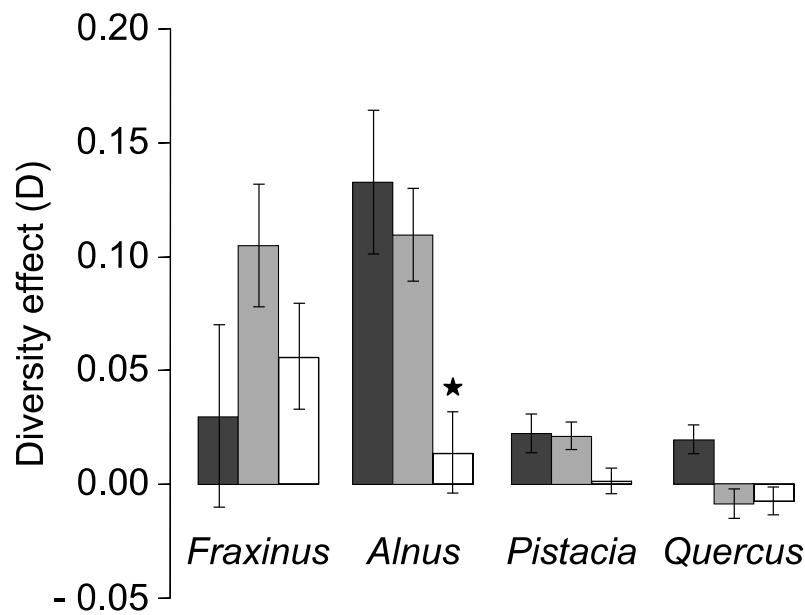


Figure 1.3: Average diversity effect (D) in different litter species and different mesh bags $\pm SE$ (N=35 samples per group). Stars indicate where significant differences between mesh sizes within a litter species have been detected (Tukey's HSD). Dark bars: coarse mesh; Grey bars: medium mesh, White bars: fine mesh.

The initial proportion of each litter species explained quite well the observed decomposition rates, meaning that additive effects were predominant. We also observed some diversity effects which consisted in an increased decomposition rate of both *Fraxinus* and *Alnus* when mixed together, and with *Quercus* (for *Alnus*) or both *Quercus* and *Pistacia* (*Fraxinus*).

However, the presence of *Fraxinus* and *Alnus* in mixtures didn't seem to result in increased decomposition rates of other (*i.e.*, refractory) species, but instead led to increase their own decomposition. This does not support the nutrient transfer (Schimel et Hättenschwiler 2007) nor the shield hypotheses (Swan *et al.* 2008) which predicts that labile species may increase the decomposition rates of refractory ones. This rather concurs with the results of some recent studies conducted in running waters systems (Swan et Palmer 2006 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009). This increased decomposition rates of *Alnus* and *Fraxinus* coincided with an increased density of shredders (but not diversity) in litter packs containing these species.

We suggest that litter mixtures containing labile species could attract more individuals which may then focus massively on the most labile species. Thus if a similar amount of consumers access labile species monocultures and mixtures containing labile species, it will lead to increased decomposition of these species within mixtures by a dilution effect (a similar amount of individuals for a lower initial amount of leaves) (Swan et Palmer 2006 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009). *Alnus* and *Fraxinus* when mixed together could also confer a complementary source of nutrient allowing shredders to increase their consumption rate on both species (Rapport 1980 ; Swan et Palmer 2006).

Fine mesh allowed assessing the effect of microbial decomposers alone, which are mainly represented by aquatic hyphomycetes in such systems (Gessner et Chauvet 1994 ; Hieber et Gessner 2002). Similarly, medium mesh allowed the access to fungi and small shredders, and coarse mesh to fungi with both small and large shredders. The exclusion of macro-organisms resulted in decreased leaf mass loss, suggesting that shredders account for an important part of decomposition in such streams (Wallace et Webster 1996 ; Hieber et Gessner 2002). The exclusion of large shredders (*e.g.*, *Calamoceras*, *Sericostoma*) had the greatest impact on labile leaves' decomposition, but did not alter refractory litter decomposition, suggesting that *Quercus* and *Pistacia* were not consumed by macroinvertebrates but rather used as habitat (Richardson 1992 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009). The exclusion of large species, which resulted in decreased species richness, was compensated by an increased density of small individuals (*e.g.*, *Micrasema*), likely due to the exclusion of predators or large competitors (McGrady-Steed et Morin 2000). In line with previous studies (Lecerf *et al.* 2007 ; Swan *et al.* 2009) we observed a litter mixture effect in both medium and coarse mesh bags but not in fine mesh bags, suggesting that the activity of fungi alone was not responsible for such an effect.

However, the altered macroinvertebrates community structure due to mesh size did not modify the litter mixture effect on decomposition rates, contrasting with several studies in other systems which showed altered resource diversity effects with consumers' diversity (Holt et Loreau 2002 ; Duffy *et al.* 2007 ; Cardinale *et al.* 2009). Some studies suggested that the diversity effect at a given trophic level depends on the presence (Mulder *et al.* 1999 ; Duffy *et al.* 2005) or the diversity (Gamfeldt *et al.* 2005 ; Bruno *et al.* 2008) at higher trophic levels. For instance, Mulder *et al.* (1999) showed that consumption by herbivores may alter the competitive interactions among primary producers and thus modify the patterns of biodiversity – productivity relationships. However, in the case of

detritus based systems, the in-stream processes lead to unidirectional changes in resource standing stocks through litter decomposition, increases in resource (litter fall) being independent of such processes. Similarly, contrary to living resources we can't expect any competitive/facilitative interactions or feed-backs from dead organic matter. This statement could explain why we generally observe stronger top-down than bottom-up effects of diversity in such systems (Srivastava *et al.* 2009 ; Gessner *et al.* 2010), and let expect different and less complex relationships between resource standing stocks and biodiversity in multi-trophic experiments than observed in 'green' food webs (Dyer et Letourneau 2003).

In laboratory microcosms, diversity effects of shredders when the resource is diverse in mixtures are interpreted as resulting from a reduction in intra-specific competition compared to single species treatments, due to niche complementarity and differences in feeding preferences (Jonsson et Malmqvist 2003). From our experiment where density and diversity levels could not be fully crossed, intra-specific competition between individuals may have been lower in medium mesh bags because of the smaller size of organisms, making difficult to suggest any mechanism to link shredders species richness and/or density to decomposition rates.

This highlights the need of laboratory experiments to identify the specific mechanisms and manipulate detritivores' communities unequivocally. Nevertheless there is a risk for such an approach to lack realism (Hillebrand et Matthiessen 2009 ; Reiss *et al.* 2009) and over estimate the consequences of biodiversity loss, giving no chance to compensatory mechanisms to occur. Finally, we suggest that because of different resource types (living vs. dead plants), autotrophic and heterotrophic food webs may respond differently to diversity alterations, especially when looking for concomitant species loss across trophic levels.

Acknowledgements

Funding was provided by the ESF EuroCORES programme EuroDIVERSITY to the collaborative research project "BioCycle". BioCycle is endorsed by DIVERSITAS as contributing towards their current scientific research priorities in biodiversity science. We acknowledge the Biocycle consortium for stimulating discussions about that experiment, as well as A. Bruder, J. Cornut, S. Lamothe and D. Lambrigot for technical assistance.

Appendix

Appendix 1.1: Abundance of leaf-eating macroinvertebrates of different taxa in each combination of litter species (A: *Alnus*, F: *Fraxinus*, P: *Pisatacia* and Q: *Quercus*) and different mesh sizes (medium/large)

	Trichoptera					Plecoptera				
	<i>Calamoceras</i>	<i>Limephilinae</i>	<i>Sericostoma</i>	<i>Micrasema</i>	<i>Lepidostoma</i>	<i>Capnioneura</i>	<i>Leuctra</i>	<i>Protonemura</i>	<i>Nemoura</i>	<i>Brachyptera</i>
A	0/0.6	0.2/1.4	0/0.2	85.4/6.4	1/4.8	4.8/11.8	0/0	0/0	0/0	0/0.8
F	0/0.2	0.4/1.6	0/0.2	38.8/13.4	2.6/6.4	5.2/8.4	0/0	0/0	0/0	0/0
P	0/0	1.4/1.6	0/0	49/13.8	1.4/1.8	5.4/10.6	0/0.2	0/0	0/0	0/0
Q	0/0.2	0.4/1	0/0	63.8/9	2.4/2	8.6/4.6	0/0	0/0.2	0/0	0/0
AF	0/0	0.2/2.8	0/0	55.6/20.8	3.6/7.4	3.4/17.8	0/0.2	0/0.4	0/0	0/0
AP	0/0	0.2/1.6	0/0	76.6/15.4	2/3.4	5.6/17.6	0.2/0.2	0/0.2	0/0	0/0
AQ	0/0	0.8/1.2	0/1	70.4/8.8	1.6/3.4	9/10	0.4/0	0/0.2	0/0	0.2/0.4
FP	0/0	0.6/0.8	0/0	61.8/17	3/4.8	6.2/8.2	0/0	0/0.4	0/0	0/0
FQ	0/0	0.4/1	0/0.4	42/8	3.2/3.4	2.6/10.6	0/0	0/0.4	0/0	0/0
PQ	0/0	0.4/0.2	0/0	46.8/12.4	2.2/2.8	3.6/10.2	0/0	0.2/0	0/0	0/0.2
AFP	0/0	0.2/0.6	0/0.2	51.4/6.8	2/7.8	4.6/8	0/0.2	0/0	0/0	0/0
AFQ	0/0	1.2/2.4	0/0	61.8/19.2	2.2/4.6	13.4/13.8	0.2/0	0/0.6	0/0	0/0.2
APQ	0/0	0.2/1.6	0/0	88/7.6	4.4/2	9.4/14	0/0	0/0.2	0/0	0/0
FPQ	0/0	0/0.8	0/0	59.25/11.2	2.25/3.8	1.25/14.2	0/0	0/0	0/0	0/0
AFPQ	0/0.4	0.4/0.6	0/0	48.4/18	6.6/5	6.4/10.8	0/0	0/0	0/0.2	0/0

CHAPITRE 2. EFFETS DES MELANGES DE LITIÈRES SUR LES COMMUNAUTÉS FONGIQUES ET LES TAUX DE CONSOMMATION PAR UN MACROINVERTEBRE DETRITIVORE (*GAMMARUS FOSSARUM*)

Résumé

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que les effets de diversité des litières étaient sans doute générés par l'activité des macroinvertébrés. Toutefois on pourrait s'attendre à observer une diversité de champignons accrue à l'échelle du paquet de litière, du fait de la présence de substrats de qualité variée et constituant des sources d'inoculum différents. Ainsi un type de litière présentant des espèces fongiques particulières pourrait favoriser la colonisation de ces espèces sur un autre type de litière du même paquet qu'elles ne coloniseraient pas en temps normal. Cette diversité locale accrue n'entraînerait pas de modification directe des taux de décomposition (voir Chapitre 1), laissant à croire une certaine redondance entre les diverses espèces de champignons vis-à-vis de leur capacité de décomposition. Par contre, il a été montré que des communautés fongiques diverses pouvait produire une biomasse totale plus importante que les espèces isolées, et favoriser l'activité de décomposition des macroinvertébrés décomposeurs. La diversité des champignons, en plus de favoriser la biomasse mycélienne totale, peut constituer pour les macroinvertébrés décomposeurs une ressource diverse au sein de laquelle ils sont capables de sélectionner une ressource préférentielle et acquérir des nutriments complémentaires.

Au cours de cette expérience, nous testons l'hypothèse selon laquelle la diversité des litières entraîne une modification de la structure des communautés fongiques associées à petite échelle, que cette modification favorise la production de biomasse fongique sur les litières, et ainsi favorise la consommation par les macroinvertébrés décomposeurs, expliquant potentiellement les effets de mélanges de litières sur la décomposition. Afin d'isoler les effets de la diversité fongique des autres effets susceptibles de modifier les taux de consommation par les shredders (préférence alimentaire pour une espèce de litière, structuration de l'habitat...) nous avons réalisé cette expérience en deux temps. Les litières ont tout d'abord été inoculées dans le milieu naturel, en mélanges (3 espèces) et en monocultures. Dans un second temps des rondelles de chaque espèce (provenant de monocultures ou de mélanges) ont été offertes à des macro-invertébrés décomposeurs (*Gammarus fossarum*, Koch) au laboratoire.

Nos résultats suggèrent que la diversité locale des litières en décomposition peut modifier les communautés de champignons aquatiques qualitativement (composition et structure des communautés) et quantitativement (biomasse fongique). Si nous avons mis en évidence qu'une biomasse fongique accrue permettait d'améliorer la capacité de

shredders (*Gammarus fossarum*) à consommer les litières, toutes les modifications dans l'activité et/ou la composition des communautés fongiques n'ont pas pu être reliées à des modifications dans les taux de consommation. De fait, nous suggérons que les mécanismes responsables des effets de mélanges sont plus complexes que supputé et ne se limitent pas à un effet de la diversité. Au contraire elle pourrait être liée à un ensemble d'interactions entre espèces de champignons et entre champignons et macroinvertébrés, ou encore à des mécanismes alternatifs non testés ici, tels qu'un transfert de nutriment entre deux espèces de litières aux caractéristiques chimiques contrastées.

DOES LITTER MIXING LEAD TO INCREASED SHREDDER CONSUMPTION RATES THROUGH MICROBIAL COMMUNITY ALTERATIONS?

Jérémy Jabiol et Eric Chauvet (manuscrit en préparation)

Abstract

Decomposition of diverse litter packs in both terrestrial and aquatic environments has often shown non-additive effects between different litter types on decomposition process. In headwater stream ecosystems, these litter mixture effects have often been suggested to result from the activity of macroinvertebrates activity (preferential feeding...) rather than micro-organisms. However, recent studies suggest that (1) litter mixing may affect fungal community structure and activity and (2) fungal community structure and activity may alter the decomposition of leaf litter by macroinvertebrates. In this study we assessed the effect of litter mixing in naturally inoculated fungal communities. We tested in the laboratory if altered fungal communities by litter mixing led to changes in the leaf consumption rate by a key shredder species, *Gammarus fossarum*. Our results suggest that composition but not diversity of a litter pack can alter both fungal community structure and biomass. For instance, we found that the presence of alder in a litter pack could decrease by 65% the consumption rates by *Gammarus* on birch leaves originating from the same litter pack. As well, it decreased fungal biomass on oak leaves of 27%. However, while fungal biomass was shown to stimulate leaf consumption by shredders, alterations in fungal activity and consumption rate did not occur systematically for the same combinations of litter species. For instance, the decreased fungal biomass on oak leaves due to alder presence did not lead to increased decomposition rate. These outcomes suggest that additional mechanisms may occur, with potential compensatory or counter-acting influences on fungal communities and leaf litter decomposition.

Key – words: litter mixtures, decomposition, aquatic hyphomycetes, *Gammarus fossarum*, community structure

Introduction

Leaf litter decomposition has been considered as a key process for nutrient cycling in forested ecosystems (*e.g.*, forest soils, headwater streams). Many early studies focused on the factors influencing decomposition of several tree and herbaceous species (Melillo *et al.* 1982 ; Webster et Benfield 1986 ; Enriquez *et al.* 1993 ; Ostrofsky 1997). These studies demonstrated that litter decomposition rates, driven by both micro- and macro-organisms were quite well predictable from a few litter traits. These include traits which make the litter more refractory to decomposition (content in lignin and tannins, cuticle toughness) as well as more labile (content in nitrogen, phosphorus) (Melillo *et al.* 1982 ; Enriquez *et al.* 1993 ; Gallardo et Merino 1993 ; Gessner et Chauvet 1994 ; Ostrofsky 1997 ; Quinn *et al.* 2000 ; Dang *et al.* 2007), which may affect both densities (*e.g.*, recruitment, colonization success) and processing efficiency of decomposer organisms, including fungi and macro-invertebrates (Cummins *et al.* 1989 ; Baldy *et al.* 1995 ; Graça 2001 ; Swan et Palmer 2006 ; Kominoski *et al.* 2008). For instance leaf structure and chemical composition were shown to influence both attachment of conidia and mycelia growth in streams (Dang *et al.* 2007 ; Gessner *et al.* 2007 ; Kearns et Bärlocher 2008).

In headwater streams as well as on forest soils, litter is constituted by different leaves species which are processed at a local scale. A growing number of studies focused since last decade on how such mixtures could influence decomposition rates and nutrient fluxes (Swan et Palmer 2004 ; Lecerf *et al.* 2007 ; Ball *et al.* 2008). They reported that the decomposition rate of a mixture was often different from the sum of the decomposition rates in each species taken separately, thus making diverse litter packs decomposition rates unpredictable from the decomposition of single species (Hättenschwiler *et al.* 2005 ; Lecerf *et al.* 2007). Both negative and positive effects of litter mixture on decomposition rates have been described (McArthur *et al.* 1994 ; Swan et Palmer 2006 ; Ball *et al.* 2008 ; Swan *et al.* 2008), raising the concern of the potential consequences of local plant extinctions (harvesting, invasions,...) on heterotrophic food webs and ecosystem processes. Several non exclusive mechanisms were proposed to explain these litter mixture effects in both terrestrial and aquatic environments (Hättenschwiler *et al.* 2005 ; Kominoski *et al.* 2009).

In stream ecosystems, the activity of leaf-eating macroinvertebrates has often been suggested to be responsible for such effects (Swan et Palmer 2006 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009). For example, the increased decomposition of labile species within mixtures was explained by preferential feeding by macroinvertebrates focusing massively on the best source of nutrients (Swan et Palmer 2006), while benefiting from reliable and durable habitat structure provided by more refractory litter species (Kochi et Kagaya 2005 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009). Preferential feeding, moreover, is a basis for resource partitioning among macroinvertebrates species which could either accelerate the efficiency of the whole community (Case et Gilpin 1974 ; Schoener 1974). To the contrary, it has been suggested that microbial activity alone did not lead to any increased litter mixture decomposition (Schädler et Brandl 2005 ; Swan et Palmer 2006 ; Schindler et Gessner 2009). However, studies assessing the relative contribution of micro vs. macro-decomposers in the field used the litter bag technique with fine and coarse mesh bags to control the access of macro-invertebrates (Bärlocher 2005). Since the access of micro-organisms is not experimentally controlled in such studies, the observed decomposition in coarse mesh bags is not only the result of macroinvertebrates activity but involves complex interactions between macroinvertebrates and fungi (Lecerf *et al.* 2005). Fungi communities being rarely assessed, their contribution on litter mixture effect on decomposition through their interaction with macroinvertebrates cannot be evaluated.

Kominoski *et al.* (2008) suggested that litter diversity could influence aquatic hyphomycetes community activity and diversity. For instance, the presence of recalcitrant litter could provide higher structural complexity to the leaf pack and allow a better circulation of oxygen, nutrients and conidia between leaves of different species. Leachates from different leaf species could also stimulate (*e.g.*, leaching of nutrients) (Tukey 1970 ; Jensen 1974) or inhibit (*e.g.*, leaching of polyphenols) (Nykqvist 1963 ; Suberkropp *et al.* 1976) fungal growth on other leaves. Finally, different litter species may support different fungal communities associated with different decomposition stages (Gessner *et al.* 1993). Thus diverse leaf packs would produce a more diverse pool of conidia released from different litter species, and potentially colonizing surrounding litter belonging to different species. Through this mechanism, each litter type within a mixture is more likely to be colonized by a higher diversity of fungi than in single species litter packs.

Such alterations of both biomass and diversity of fungi associated with leaf litter are expected to influence shredders feeding efficiency (Arsuffi et Suberkropp 1988 ; Graça *et al.* 1994 ; Lecerf *et al.* 2005). Actually, fungal activity leads to an increased litter quality favoring the activity of detritivorous macroinvertebrates, eating on both leaf tissues and fungal mycelium (*i.e.*, conditioning) (Bärlocher et Kendrick 1975 ; Arsuffi et Suberkropp 1988 ; Graça *et al.* 1993) and exhibit feeding preferences for different fungal species (Arsuffi et Suberkropp 1985 ; Graça *et al.* 1994). Thus fungal diversity, because it may provide a complementary source of nutrient to macroinvertebrates and increases the probability for a highly nutritive species to occur, is likely to increase the activity of leaf eating macroinvertebrates (Lecerf *et al.* 2005).

Here we aim at testing the hypothesis that litter mixture effects on decomposition could be due to the fact that (1) litter mixture influences fungal activity and diversity at the local scale (*i.e.*, leaf scale), (2) which influences the activity of a leaf-eating macroinvertebrate species (*Gammarus fossarum* (Koch)) on individual leaf species. We inoculated leaf litter from 4 contrasted species enclosed in fine mesh bags in a second order stream in both single species and mixture treatments. Then we compared fungal communities, fungal biomass and the consumption efficiency by *Gammarus* on individual leaf species inoculated in different contexts (monoculture *vs.* mixtures).

Material & Methods

Experimental design

The leaf litter inoculation was conducted in the Rémillassé, an oligotrophic 2nd order stream of the French Pyrenees (01°05'24"E; 42°56'36"N, 480 m a.s.l). Four litter species exhibiting contrasted litter traits and naturally found in the surrounding area were used: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Betula pendula* (Roth), *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., and *Juglans nigra* (L). We realized all four single species as well as all four 3-species treatments with 4 replicates for each combination of species, which resulted in $(4 + 4) \times 4 = 32$ samples. We placed litter in plastic chambers consisting in tubes, closed in both extremities by a fine mesh (0.30 mm) thus preventing the access of leaf-eating macroinvertebrates, and introduced them in the stream in late autumn (16/11/2009). Each

chamber contained a total of 6 g of litter (*i.e.*, 2 g per species for mixtures). Litter bags were removed from the stream after 9 weeks of inoculation, the leaves cleaned and separated by species. For each chamber 3 batches of ten 10 mm leaf disks were cut (*i.e.*, one set per species in mixtures, 3 sets of the same species for single species litter bags), resulting in $32 \times 3 = 96$ batches of leaf disks.

Fungal communities

Leaf disks were placed into glass Petri dishes containing 20 mL of filtered stream water and kept at 10°C during 48h under constant agitation (100 rotations per minute). Then water containing released conidia was fixed with 2% formalin (final concentration). To characterize fungal communities, an aliquot of these water samples was filtered on a 5µm filters, and colored with Trypan blue (0.1 % in 60 % lactic acid). Trapped conidia were then counted and identified under the microscope at x 200 – 400 (see Bärlocher (2005)). We calculated the Shannon diversity index used as a measure of fungal community structure.

Fungal activity was assessed by a measure of ergosterol content of 4 frozen disks taken from the sporulation experiment above, using High Performance Liquid Chromatography (see Lecerf et al (2005) and Gessner and Schmitt (1996) for more details). Disks were freeze dried and weighed to the nearest 0.01 mg. Mycelial biomass was calculated assuming a conversion factor of 5.5 mg ergosterol per g of mycelium (Gessner et Chauvet 1993). Fungal biomass was expressed as the ratio between mycelium and total leaf biomass.

Feeding experiment

Three other leaf disks from each batch were put into a 5x6x4cm containers filled with 20mL of filtered stream water. Each container also contained one individual of *Gammarus fossarum* ($3.56 \text{ mg} \pm 0.07 \text{ SE}$, $n=96$) starved for 24h before the beginning of the experiment and conditioned 1 week before in the laboratory. Containers were kept at 10°C during 90, 114, 140 and 165 hours after leaf introduction (for birch, walnut, alder

and oak respectively). Then leaf disks were cleaned, freeze dried and weight to the nearest 0.01 mg. Each sample was paired with a control for microbial induced decomposition during the feeding experiment, consisting in 3 additional disks put in the same conditions but without detritivores, which resulted in a total of $96 + 96 = 198$ containers. *Gammarus* induced leaf mass loss was determined as the difference between measured final mass when *Gammarus* was absent vs. present. Then animals were oven dried (60°C, 48h) to the nearest 1/100mg, and the consumption rates ($\text{g.g}^{-1}.\text{day}^{-1}$) as the ratio between leaf consumption and *Gammarus* biomass were determined.

Statistical analyses

First of all, we performed a non metric multidimensional scaling (NMDS) on fungal communities using the Bray-Curtis distance to illustrate differences in fungal community composition between treatments. The coordinates of each sample on the first two axes (NMDS1 and NMDS2) were extracted and used as variables in later statistical analyses.

We tested the differences between treatments by performing an ANOVA to assess the effect of both litter identity and inoculation context (species richness and combination of litter species of the litter pack) on different target variables including the consumption rate by *Gammarus*, the fungal biomass, the Shannon diversity index of fungal communities, and the coordinates of samples on the axis of the NMDS. ANCOVAs were realized as a second step on the same dependent variables including the litter identity as factor, and the presence-absence of each litter species within the litter pack to check for the influence of each species within the litter pack. Using type I sum of squares allowed taking into account different factors sequentially. Because litter identity is assumed to be the strongest factor driving these variables, it was systematically included first in our models.

Finally we performed a simple linear regression between consumption rate and fungal biomass. For this analysis both consumption rates and fungal biomass were standardized in each species to account for differences between litter types. Standardization was performed by subtracting the average value for each species separately to each value, and divided by the standard deviation to obtain a variable of mean 0 and standard deviation of 1 in each litter species.

Consumption rates (as well as standardized consumption rates) in all analyses were log transformed to meet normality and homoscedasticity assumptions (checked graphically). All statistics were performed using the R 2.6.0 software (The R core team 2007).

Results

Unsurprisingly, ANOVA results suggest that the strongest driver of all variables was litter species identity, with strong differences in consumption rates, fungal biomass and fungal diversity from one species to another.

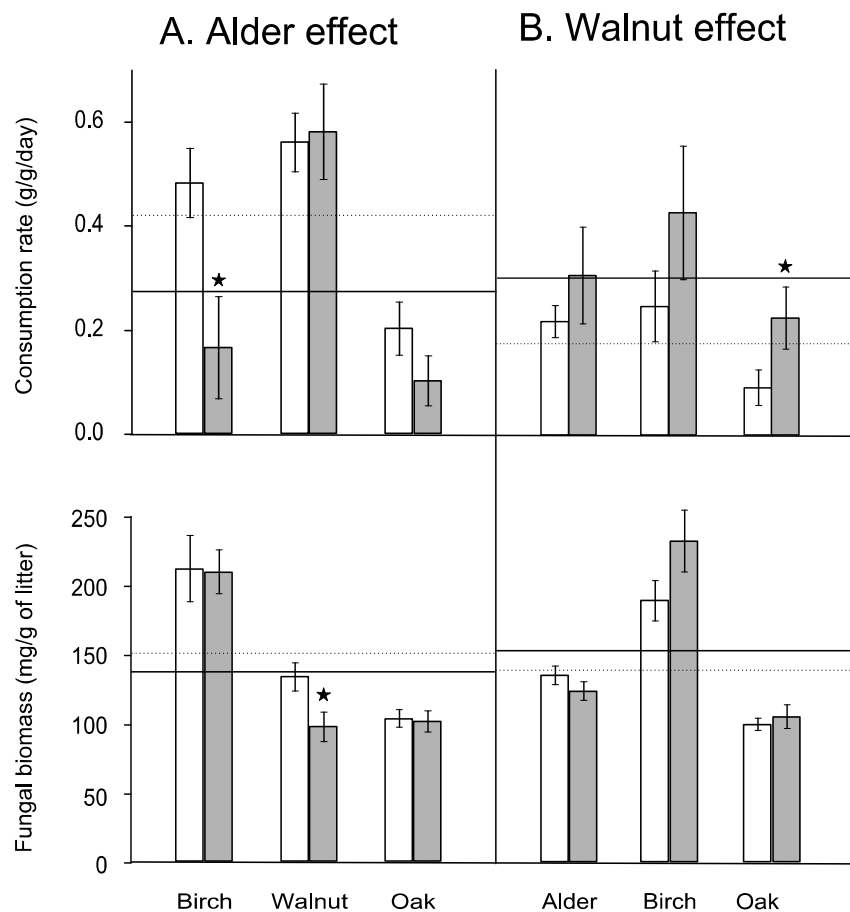


Figure 2.1: Average consumption rate (upper part) and fungal biomass (lower part) of different litter species in the presence (grey bars) or the absence (white bars) of alder (A) and walnut (B) in the same leaf pack ($\pm SE$). Continuous and dashed lines correspond to the overall mean in the presence and absence of alder or walnut, respectively. Stars indicate for which litter species the effect of alder or walnut presence had a significant effect.

Table 2.1: ANOVA table for different models assessing the effect of the identity of the considered species and both diversity and composition of the litter pack they come from (up part) or presence-absence of each species within the litter pack (bottom part) on consumption rates by *Gammarus* (A), fungal biomass (B), fungal diversity (C) and community composition described by the coordinates of samples on the first and second axis of the NMDS (D and E respectively)

		A.		B.		C.		D.		E.	
	<i>Df</i>	SS	<i>P</i>	SS	<i>P</i>	SS	<i>P</i>	SS	<i>P</i>	SS	<i>P</i>
Species	3	0.755	<0.001	121193	<0.001	6.602	<0.001	2.622	<0.001	4.522	<0.001
Litter diversity (Ld)	1	0.017	0.272	147	0.686	0.031	0.708	0.111	0.069	0.000	0.985
Composition	6	0.312	0.003	15775	0.016	3.607	0.024	0.512	0.027	0.176	0.029
Species x Composition	5	0.058	0.518	7941	0.135	0.647	0.706	0.055	0.883	0.088	0.186
Residuals	44	0.607		39072		9.630		1.406		0.514	
Species	3	0.755	<0.001	121193	<0.001	6.602	<0.001	2.753	<0.001	4.522	<0.001
Alder	1	0.099	0.010	3631	0.049	1.581	0.011	0.067	0.166	0.035	0.083
Birch	1	0.022	0.211	54	0.806	0.019	0.774	0.308	0.004	0.044	0.054
Oak	1	0.003	0.667	1231	0.245	1.254	0.022	0.008	0.621	0.025	0.141
Walnut	1	0.135	0.003	4869	0.024	0.000	0.994	0.029	0.362	0.006	0.459
Species x Alder	2	0.085	0.052	1748	0.382	0.053	0.888	0.004	0.948	0.018	0.448
Species x Birch	2	0.011	0.666	2216	0.297	0.014	0.969	0.081	0.311	0.077	0.040
Species x Oak	2	0.014	0.600	908	0.603	0.136	0.739	0.067	0.378	0.030	0.273
Species x Walnut	2	0.018	0.517	9205	0.010	1.039	0.110	0.039	0.565	0.028	0.292
Residuals	45	0.607		39072		9.820		1.524		0.514	

As expected, oak exhibited the lowest processing rate ($0.16 \text{ g.g}^{-1}.\text{d}^{-1} \pm 0.03 \text{ SE}$). More surprisingly we observed higher consumption rates on walnut ($0.57 \text{ g.g}^{-1}.\text{d}^{-1} \pm 0.05 \text{ SE}$) and birch ($0.35 \text{ g.g}^{-1}.\text{d}^{-1} \pm 0.04 \text{ SE}$) than on alder ($0.25 \text{ g.g}^{-1}.\text{d}^{-1} \pm 0.04 \text{ SE}$). Fungal biomass ranged from 5.95 to 31.89% of litter biomass (mean $14.15\% \pm 0.71 \text{ SE}$) and Shannon diversity index from 1.29 to 2.51 (mean $2.07 \pm 0.04 \text{ SE}$), both exhibiting strong differences between litter species.

Diversity *per se* did not have a significant influence on any variable, even though it was nearly significant in the case of community composition (first axis of the NMDS) ($P > 0.069$; table 2.1).

Particularly, figure 2.1 shows that walnut presence in a litter pack tends to increase the fungal biomass and consumption rate associated with birch, while it increased oak consumption rate but not fungal biomass. Conversely, alder presence did decrease fungal biomass in walnut (which did not lead to any decreased consumption rate), while the decreased consumption rates in birch and walnut were not linked to altered fungal biomass.

Finally, birch presence led to a decreased fungal diversity on other species, which did not seem to lead to any altered consumption rate. According to the NMDS (stress = 0.16) this change in diversity concurred with an altered community composition of fungi associated with oak leaves in the presence of birch (Figure 2.2). Actually, samples from oak leaves were distributed along the 1st axis of the NMDS, which allowed a good discrimination between fungal communities associated with oak and other litter species. Moreover we observed along this axis a shift in oak associated fungal community when associated with birch. Actually communities in the presence of birch showed less similarity with communities associated with birch leaves than when oak leaf were incubated with other litter species.

This shift was consistent with the observed decreased Shannon diversity index, and again did not lead to any altered processing rate. Conversely the 2nd axis gave a good discrimination between other species, but did not show any shift in fungal communities with litter packs composition.

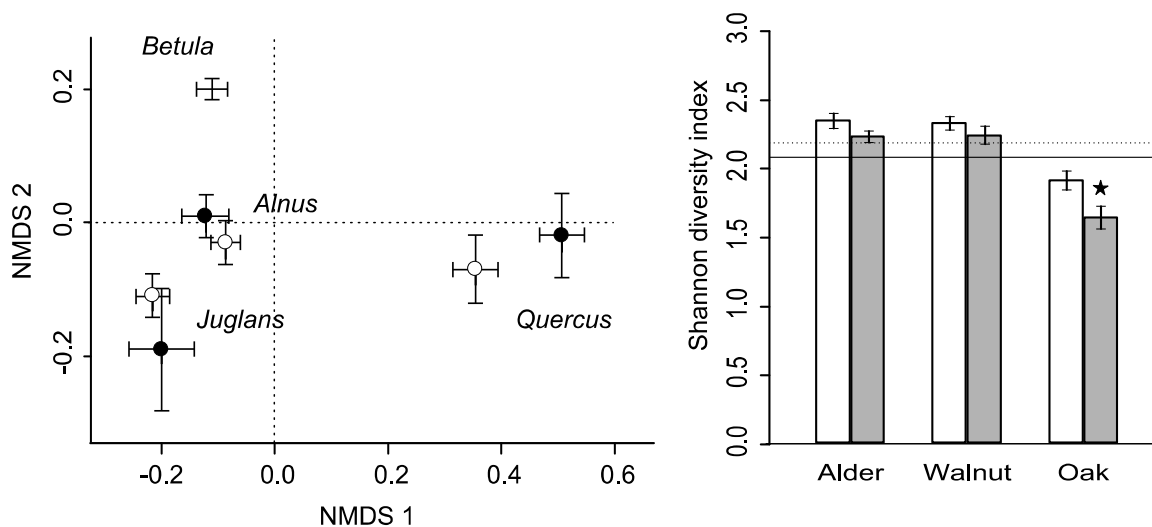


Figure 2.2: Left - Average coordinates on the non metric dimensional scaling on fungal communities of different species in the presence (white dot) or the absence (black dot) of birch in the same leaf pack. Bars indicate the SE of the coordinates on the two axes. Right – Average Shannon diversity in different litter species in the presence (grey bars) or the absence (white bars) of birch (+SE). Continuous and dashed lines correspond to the overall mean in the presence and absence of birch.

The simple regressions on standardized variables showed positive significant relationship between fungal biomass and *Gammarus fossarum* consumption rate ($R^2 = 0.09$, $P = 0.02$; figure 2.3) whichever the considered species, suggesting that the increased fungal biomass in leaf packs containing walnut could have contributed to an increased consumption rate by *Gammarus fossarum*.

Discussion

In accordance with the literature data, our results suggest that mixing leaf litter can have both negative and positive effects on leaf litter decomposition (Swan et Palmer 2004), fungal diversity and activity (Kominoski *et al.* 2008) and macroinvertebrates processing abilities (Swan et Palmer 2006) while diversity *per se* has not (Wardle *et al.* 1997 ; Schädler et Brandl 2005 ; Lecerf *et al.* 2007 ; Swan *et al.* 2009). Litter mixture effects on decomposition have often been interpreted as resulting from the activity of macroinvertebrates. For instance, preferential feeding on labile litter (Swan et Palmer 2006), or indirect benefits provided by refractory leaves (shelter against predators, case building for Trichoptera) (Hättenschwiler *et*

al. 2005 ; Kominoski *et al.* 2008 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009) have been suggested to drive increased decomposition of labile litter within litter packs.

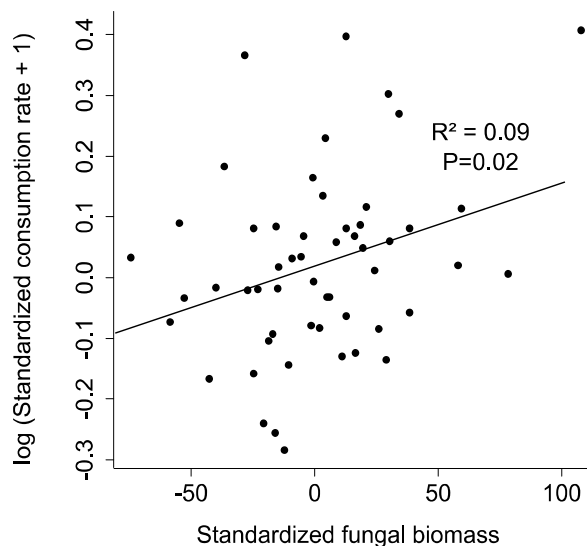


Figure 2.3: Standardized fungal biomass between species as a function of the log transformed standardized consumption rate by *Gammarus fossarum*. Line represents the prediction of the linear model ($R^2=0.09$, $P=0.02$).

Our experimental design allowed freeing from such mechanisms and focusing on the influence of microbes and their interaction with macroinvertebrates on the decomposition rates of litter mixtures. We suggest that an alteration of fungal community and activity in diverse leaf packs has the potential to constitute an additional mechanism leading to altered decomposition rates of diverse litter packs. In this experiment, litter mixing actually increased fungal biomass associated with individual litter species, which favored the activity of leaf-eating macroinvertebrates in some combinations of litter species.

In average, the presence of alder in a litter pack actually decreased the consumption rates and fungal biomass of other species, while walnut presence had positive effects on these variables (Figure 2.1). Several mechanisms could explain why the presence of a particular species could alter the decomposition of others. For example, the presence of walnut (which exhibited the highest processing rates during our experiment) could have stimulated fungal growth and/or decomposing activity on surrounding leaves through a release of nutrients in stream water, or by constituting a strong inoculum of conidia leading to accelerated colonization of nearby

downstream leaves. Such alteration of fungal activity/biomass as reflected by ergosterol content may lead in a second step to altered consumption rates by leaf eating macroinvertebrates (Figure 2.3). However, altered fungal community structure and biomass did not systematically lead to increased decomposition. For instance the inclusion of birch leaves in a litter pack led to changes in community structure and composition of fungal communities associated with other leaf species (specially oak), which did not lead to any altered consumption rate by *Gammarus fossarum*.

The absence of influence of fungal diversity on process rates could result from a species redundancy among fungal species. However, some studies showed that fungi could be redundant as decomposers (Dang *et al.* 2005) but complementary as a resource for shredders (Lecerf *et al.* 2005). A diverse fungal community could constitute a diverse source of nutrients (Cargill *et al.* 1985), or provide a complementary set of enzymes (Bärlocher et Corkum 2003) thus increasing leaf palatability for macroinvertebrates (Bärlocher et Kendrick 1975 ; Graça *et al.* 1993). In this experiment, reduced diversity on oak leaves coincided with an increased proportion of dominant species on oak litter (*e.g.*, *Clavariopsis aquatica*, *Tricladium chaetocladium*, see Appendix), which was counter intuitive since we expected more similarity between oak and birch communities in the presence of birch litter than in its absence. Birch litter could have released nutrients which are limiting for these species, thus favoring their growth, and leading secondarily to a reduced diversity due to increased competition with other fungal species. On the contrary reduced diversity due to birch presence could have favored their growth because of a decreased competition. Thus, a preferential feeding of *Gammarus fossarum* on one of these species could explain why consumption rates did not decrease with reduced fungal diversity and constitute a compensatory mechanism.

Moreover, the interaction between alder presence and species identity (which is nearly significant at the 0.05 threshold, $P=0.052$; table 2.1) means that the presence of alder did not affect the consumption rate of different litter types in the same way, which is illustrated in Figure 2.1. Moreover some patterns of leaf consumption rates did not coincide with fungal community properties alterations. For instance, alder presence decreased birch and oak leaf consumption rate though none of the fungal community characteristics (*e.g.*, diversity, biomass) was altered. Conversely, alder presence modified fungal biomass in walnut but did not alter its consumption rate. These patterns suggest that other mechanisms might be involved in mixture effects on decomposition. For example, leachates released during decomposition could stimulate the activity of macroinvertebrates but have no effect on fungal

communities, depending on their respective nutritive needs. Such nutrient transfers have been described to be responsible for mixture effects in terrestrial environments (Gartner et Cardon 2004 ; Schimel et Hättenschwiler 2007), but has received little evidence in running water ecosystems. It has been argued that such mechanisms would be less likely in streams since leaf leachates are constantly washed out and diluted in stream water (Sanpera-Calbet *et al.* 2009 ; Gessner *et al.* 2010). We suggest that specifically designed experiments are needed to assess the relevance of nutrient transfers in headwater streams, and their effects on several ecosystem processes including fungal activity, shredders growth and overall decomposition rates.

In conclusion, litter mixing can alter microbial communities associated with different leaf species within a litter pack. However, how these changes may alter the leaf processing efficiency by shredders remains unclear and may result in complex interactions (Swan *et al.* 2009) involving the effect of many counteracting or compensatory mechanisms (Lecerf *et al.*, in press). They may involve specific interactions between species within and across trophic levels (*e.g.*, competition between fungi species, preferential feeding of fungal species by shredders), and their interaction with the physical environment (*e.g.*, exchanges of nutrients with the water column) reflected by many different parameters between which it may be difficult to identify causality relationships. The consequences of riparian species loss may depend primarily on community composition and the identity of species involved in a system, linked with regional species pool and environmental conditions. High context-dependence in diversity experiments (Cardinale *et al.* 2000 ; McKie *et al.* 2008 ; Lecerf *et al.* in press) may thus be partly explained by changes in the nature and the strength of interactions within different species of fungi and shredders.

In natural ecosystems however, diverse macroinvertebrate communities may respond differently to altered fungal communities. Actually fungal diversity provides a basis for a resource partitioning among different shredder species exhibiting different fungal preferences. Changes in riparian diversity or composition at a regional scale, which are expected to alter both fungal and macroinvertebrates communities (Laitung et Chauvet 2005 ; Rios et Bailey 2006) could have consequences on the effect of mixtures on decomposition. Altered detritivore communities may respond differently to mixed litter packs with less opportunity for compensatory mechanisms, since the occurrence of a species (or a set of species) allowing such mechanisms may increase probabilistically with the number of species in the regional species pool (Naeem et Li 1997 ; Yachi et Loreau 1999).

Acknowledgements

We thank the head of Moulis Experimental Ecological Station of the CNRS for providing facilities, as well as André Barbosa, Sylvain Lamothe and Didier Lambrigot for technical assistance.

Appendix

Appendix 2.1: List of fungal species found in each litter type. Symbols represent the average proportion of conidia belonging to the considered species in the samples (+++ >20%, ++ 10-20%, + 5-10% and · >5%).

	Alder	Birch	Walnut	Oak
<i>Alatospora acuminata</i>	·	·	++	·
<i>Alatospora flagellata</i>	·	·	·	·
<i>Anguillospora crassa</i>		·	·	
<i>Anguillospora filiformis</i>	·	·	·	·
<i>Anguillospora furtiva</i>	·	·	·	·
<i>Anguillospora longissima</i>	·	·	+	·
<i>Articulospora tetracladia</i>	+	·	++	·
<i>Clavariopsis aquatica</i>	++	+	+	+++
<i>Clavatospora longibrachiata</i>	++	+++	++	++
<i>Crucella subtilis</i>	·	·	+	·
<i>Culicidospora aquatica</i>	·	·	·	·
<i>Flagellospora curvula</i>	++	+++	++	·
<i>Geniculospora inflata</i>	+	·	·	·
<i>Goniopila monticola</i>		·	·	·
<i>Heliscus lugdunensis</i>	·	·	·	·
<i>Heliscella stellata</i>	·	·	·	·
<i>Lemmoniera aquatica</i>	·	·	·	·
<i>Lemmoniera terrestris</i>	·	·	·	·
<i>Stenoclaadiella neglecta</i>	·	·	·	·
<i>Tetrachaetum elegans</i>	++	+	+	·
<i>Tetracladium marchalianum</i>	·	·	·	·
<i>Tricladium chaetocladium</i>	·	·	·	++
<i>Tricladium splendens</i>		·		·
<i>Tumularia aquatica</i>	·	·	·	·
<i>Tumularia tuberculata</i>				·

CHAPITRE 3. FONCTIONNEMENT DE L'ECOSYSTEME DANS UN RESEAU TROPHIQUE REALISTE : INTERACTIONS ENTRE DIVERSITE HORIZONTALE ET DIVERSITE VERTICALE

Résumé

Dans la nature, les extinctions d'espèces sont susceptibles, soit directement soit par le biais de cascades trophiques, de concerner plusieurs niveaux trophiques. De telles altérations de la structure trophique des communautés est susceptible d'altérer profondément et de manière non prévisible le fonctionnement des écosystèmes. En particulier, une altération concomitante de la diversité verticale (*i.e.*, nombre de niveaux trophiques) et horizontale (*i.e.*, diversité au sein d'un niveau trophique) pourrait engendrer des modifications de la nature et l'intensité des interactions entre les différents organismes du système (prédation, compétition, facilitation...) et ainsi avoir des conséquences importantes sur les processus et le fonctionnement de l'écosystème.

Pourtant, peu d'études ont considéré les conséquences d'extinctions à plusieurs niveaux trophiques dans les cours d'eau de tête de bassin sur le processus de décomposition. En particulier, une manipulation concomitante de la diversité des hyphomycètes aquatiques et des macroinvertébrés décomposeurs n'a jamais été réalisée.

Au cours de l'expérience de laboratoire suivante, nous avons manipulé à la fois la diversité des champignons, des macroinvertébrés décomposeurs et la présence – absence d'un prédateur, la truite fario. Nous avons réalisé toutes les combinaisons de 0, 1 et 5 espèces d'hyphomycètes aquatiques (parmi 6), de 0, 1 et 3 espèces de macroinvertébrés décomposeurs (parmi 4) et croisé l'ensemble de ces combinaisons avec la présence du prédateur menant à un total de 702 unités expérimentales. Ce plan d'expérience nous a permis de tester les hypothèses suivantes : 1) la diversité des macroinvertébrés et des hyphomycètes aquatiques favorisent les taux de décomposition, 2) la présence d'un prédateur, par le biais d'interactions non-trophiques entraîne une réduction de l'activité des macroinvertébrés décomposeurs et donc du processus de décomposition, et 3) l'ensemble de ces relations dépendent de la structure trophique du système.

Les taux de décomposition les plus élevés au cours de l'expérience ont été observés au sein des traitements présentant la plus grande complexité (*i.e.*, diversité verticale et horizontale maximales), suggérant qu'au sein d'un réseau trophique complet, la moindre diminution de la diversité peut entraîner des altérations du fonctionnement de l'écosystème. De plus nous avons observé des effets interactifs entre la diversité de la ressource (diversité fongique) et la présence du prédateur sur les performances des communautés de macroinvertébrés. En effet la présence du prédateur a diminué les taux de consommation lorsque les communautés

d'hyphomycètes et/ou de macroinvertébrés sont peu diverses, mais entraîne une augmentation de la décomposition lorsque la diversité à ces deux niveaux trophiques est plus élevée. Ces résultats suggèrent que les mécanismes responsables des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes dépendent de la structure du réseau trophique dans son ensemble. Nous interprétons ce phénomène par le fait que les interactions inter et intra-spécifiques, pouvant mener ou non à une complémentarité ou une facilitation entre différentes espèces, peuvent être modifiées qualitativement et/ou quantitativement par le contexte trophique. Ainsi nous concluons que les conséquences de l'altération globale de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes a pu être sous estimée au cours des expériences antérieures (manipulation de la diversité horizontale ou verticale) et recommandons la prise en compte de la structure trophique dans les expérimentations futures.

ECOSYSTEM FUNCTIONING IN A REALISTIC FOOD WEB: INTERACTIONS BETWEEN THE HORIZONTAL AND VERTICAL COMPONENTS OF DIVERSITY

Jérémy Jabiol, Brendan G. McKie, Andreas Bruder, Caroline Bernadet, Mark O. Gessner, and Eric Chauvet (manuscript soumis)

Abstract

While our understanding of the biodiversity-ecosystem functioning relationships is in considerable progress, it became evident that we are lacking experiments simulating simultaneous species loss at more than one trophic level. This study is the first attempt to evaluate the effect of concomitant biodiversity loss at three trophic levels on a major ecosystem process in detritus-based headwater streams. We manipulated diversity of fungi (0/1/5 sp.) and macro-invertebrates (0/1/3 sp.) as leaf decomposers, and presence/absence of fish as predator in a fully-crossed laboratory experiment and assessed consequences on leaf mass loss. Our results show that higher diversity of both fungi and macro-invertebrates increased decomposition rates, and such increases are strongly affected by biotic interactions within the food web. We found that macroinvertebrate diversity effect on leaf mass loss depends on biotic context, including both fungal diversity and fish presence. Thus, we showed that vertical diversity, horizontal diversity and their interaction influenced process rates. It resulted in complex patterns with horizontal diversity effects in both macroinvertebrates and fungi depending on the trophic complexity, thus demonstrating the importance of within and between trophic-level interactions in food webs.

Key – words: multi-trophic experiment, biodiversity, leaf decomposition, aquatic fungi, shredders, predation

Introduction

It has long been recognized that ecological interactions can have consequences that extend beyond the species involved to affect wider community and ecosystem properties (Hairston *et al.* 1960). Indeed, a central topic in modern ecological research has been the trophic cascade (Hairston *et al.* 1960 ; Oksanen *et al.* 1981 ; Carpenter *et al.* 1985 ; Knight *et al.* 2005), as illustrated when suppression of an intermediate consumer by a top-predator has consequences at lower trophic levels. Such effects encompass changes to community structure (*i.e.*, species diversity or composition) at lower trophic levels, and to ecosystem functioning, reflected in changes to key ecosystem processes (*e.g.*, plant productivity, detritus decomposition). A classic example is the suppression of zooplanktivorous fish by top predators in lakes, allowing increases in the biomass of herbivorous zooplankton, ultimately reducing productivity of phytoplankton (Carpenter *et al.* 1985) . However, the ubiquity of such relationships across a broad range of habitats and communities remains unclear (Strong 1992 ; Pace *et al.* 1999 ; Chase 2000 ; Shurin *et al.* 2002), reflecting a more general uncertainty around the importance of species interactions for explaining both structural and functional ecosystem properties, relative to other environmental factors (resources, stressors) (Kneitel et Chase 2008).

Research on trophic cascades provided the earliest examples of how changes in biodiversity (the loss of the top predator trophic level) can alter ecosystem functioning (usually plant productivity) (Ives *et al.* 2005). More recently, a worldwide research effort explicitly investigating biodiversity-ecosystem functioning (B-EF) relationships has been undertaken, motivated by the unprecedented current rates of species loss affecting ecosystems globally (Cardinale *et al.* 2006). Positive B-EF relationships have been attributed to mechanisms that postulate linkages between biodiversity, species interactions, and ecosystem processes. These mechanisms include, but are not limited to (i) facilitative interactions, whereby the activities of one species favour activities by other species, leading to higher process rates, (ii) complementary resource use, with the division of resources among species leading to more resource processing and (iii) the selection effect, whereby species with traits favouring elevated process rates competitively dominate diverse communities (Loreau et Hector 2001 ; Cardinale *et al.* 2006). Negative B-EF relationships are attributed to variation in the intensity of species interactions, including antagonistic interspecific interactions, and negative selection effects, whereby species with traits favoring lowered process rates dominate diverse communities (Jiang *et al.* 2008 ; McKie *et al.* 2009).

Trophic cascade research aside, most B-EF research to date has focused on biodiversity variation occurring within trophic levels (*i.e.*, horizontal diversity (Ives *et al.* 2005 ; Duffy *et al.* 2007 ; Reiss *et al.* 2009)), with the importance of diversity variation among trophic levels (vertical diversity) neglected (Ives *et al.* 2005 ; Srivastava *et al.* 2009). Trophic cascades demonstrate how changes in vertical diversity might modify B-EF relationships within trophic levels through top-down pathways (Duffy *et al.* 2007 ; Srivastava *et al.* 2009), whereby predators alter competitive hierarchies among their prey, with knock-on effects on patterns of resource use and species interactions (Mulder *et al.* 1999 ; Douglass *et al.* 2008 ; Nilsson *et al.* 2008). Such effects can arise through selective predation, which reduces the abundance of particular species, or through trait-mediated interactions, whereby the presence of a predator induces vulnerable prey species to alter their behavior to reduce predation risk (Mulder *et al.* 1999 ; Byrnes *et al.* 2006 ; Nilsson *et al.* 2008). However, bottom-up effects on horizontal biodiversity-functioning relationships are also possible (Srivastava *et al.* 2009), and could arise from the addition of novel resource types that increase the scope for complementary resource use (Arsuffi *et al.* 1984 ; Graça *et al.* 1993 ; Hättenschwiler *et al.* 2005).

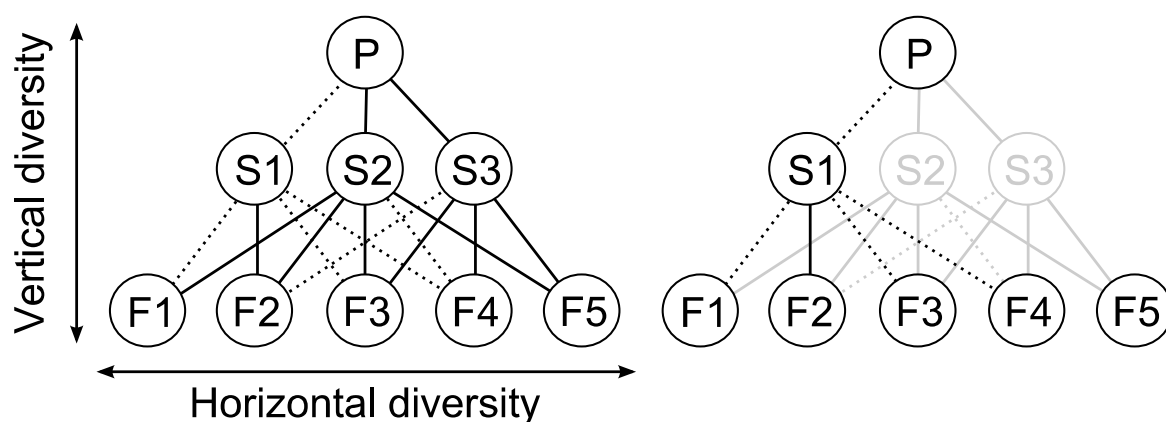


Figure 3.1: Schematic representation of the interactions within the food web studied in this study. Two examples among the 234 realized possibilities are displayed. Continuous vs. dotted lines represent the fact that different interactions between different species may have different strength. P: Predator, S1-S3: Shredders species (among 4) and F1-F5: Fungal species (among 6).

We investigated biodiversity-ecosystem relationships within stream detrital food webs by simultaneously manipulating, for the first time, the presence-absence and species richness of both fungal decomposers and invertebrate detritivores, together with the presence/absence of

a predatory fish. The full-diversity assemblage simulated a realistic food web structure, with species richness decreasing with increasing trophic level (Petchey *et al.* 2004): 6 fungal, 4 detritivore and one predator species (Figure 3.1). We used a fully-crossed design to investigate how variation in diversity in both horizontal and vertical dimensions altered rates of leaf decomposition, a key ecosystem process which is central to nutrient and energy pathways in forested stream ecosystems (Wallace *et al.* 1997). Vertical trophic interactions have great potential to alter B-EF relationships observed in previous studies of stream diversity, studied separately at fungal and detritivore levels (Jonsson et Malmqvist 2003 ; Duarte *et al.* 2006 ; McKie *et al.* 2008 ; McKie *et al.* 2009). For example, while microbial decomposers only consume the level immediately below (leaf litter), detritivores effectively consume at two trophic levels: feeding on both litter and the associated microbes (Gessner *et al.* 2010). Accordingly, top-down suppression of detritivore feeding activity by predators, whether due to consumption or behaviourally mediated suppression of the feeding activity of the most efficient detritivore consumer, has potential to increase microbially-mediated leaf decomposition, by freeing the dominant microbial decomposers from detritivore grazing pressure. We tested the hypothesis that horizontal B-EF relationships accumulate vertically, so that the highest process rates are observed when diversity is maximized across all trophic levels, unless top-down and bottom-up influences on horizontal B-EF relationships counter one another.

Results

Average leaf mass loss (Fig. 3.2) ranged from 0.71% to 93.6% (mean 29.89% \pm 0.68 SE). Species composition of shredders and fungi explained a large part of the observed variability (Table 3.1). Among all presence-absence contrasts and species diversity terms, only fungal ($P=0.007$) and predator presence ($P=0.004$) were found significant, with higher leaf mass loss observed when these groups were present (Fig. 3.2). However, several significant second-order interactions between predator presence and both presence and diversity of fungi were observed, as were third order interactions between (i) fungal diversity and the presence of predators and shredders ($P=0.009$), and (ii) shredder diversity and predator and fungal presence ($P=0.002$; Table 3.2).

Table 3.1: ANOVA table on square root leaf mass loss testing the effect of community composition and diversity in each trophic level. Each diversity (treatment) term is tested against the preceding composition (error) term, error terms being tested against the overall degrees of freedom. E/F column indicates if the factor is included as a Factor (F) or Error (E) term.

	E/F	df	SS	<i>F</i>	<i>P</i>
Fungal presence (Fp)	F	1	466.62	11.37	0.007
Fungal diversity (Fd)	F	1	129.83	3.16	0.106
Fungal composition (Fc)	E	10	410.49	43.18	<0.001
Shredder presence (Sp)	F	1	184.95	3.79	0.099
Shredder diversity (Sd)	F	1	6.04	0.12	0.737
Shredder composition (Sc)	E	6	292.58	51.29	<0.001
Fp x Sp	F	1	2.31	1.55	0.216
Fp x Sd	F	1	0.02	0.01	0.909
Fd x Sp	F	1	5.75	3.87	0.052
Fd x Sd	F	1	3.59	2.42	0.124
Fc x Sc	E	92	136.78	1.56	0.002
Predator presence (P)	F	1	7.46	8.50	0.004
Fp x P	F	1	3.87	4.41	0.038
Fd x P	F	1	4.39	5.01	0.027
Sp x P	F	1	0.63	0.72	0.399
Sd x P	F	1	0.00	0.01	0.946
Fp x Sp x P	F	1	0.56	0.63	0.428
Fp x Sd x P	F	1	9.03	10.30	0.002
Fd x Sp x P	F	1	6.25	7.12	0.009
Fd x Sd x P	F	1	1.59	1.81	0.181
Fc x Sc x P	E	108	94.74	0.92	0.690
Residuals	E	468	444.94		

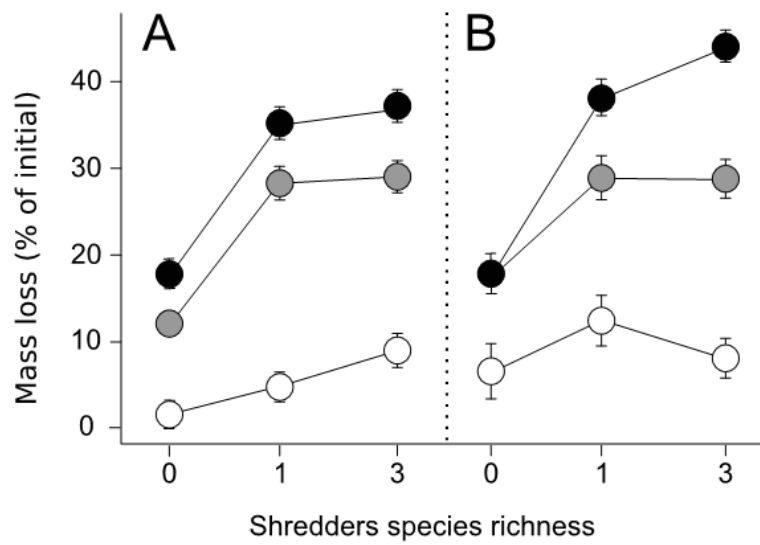


Figure 3.2: Average leaf mass loss (as a percentage of initial) as a function of shredder and fungal species richness with no fungi (white dots), 1 fungal species (grey dots) and 5 fungal species (black dots) and with fish presence (B) or not (A). Mean \pm SE.

Table 3.2: ANOVA table on log (LPE+1) testing the effect of community composition and diversity in each trophic level. Each diversity (treatment) term is tested against the preceding composition (error) term, error terms being tested against the overall degrees of freedom. E/F column indicates if the factor is included as a Factor (F) or Error (E) term.

	E/F	df	SS	F	P
Fungal diversity (Fd)	F	1	12.49	12.49	0.101
Fungal composition (Fc)	E	10	38.16	24.28	<0.001
Shredder diversity (Sd)	F	1	0.47	0.47	0.453
Shredder composition (Sc)	E	6	4.40	4.67	<0.001
Fd x Sd	F	1	0.47	0.47	0.174
Fc x Sc	E	76	18.93	1.58	0.003
Predator presence (P)	F	1	0.17	1.10	0.296
Fd x P	F	1	4.58	4.58	<0.001
Sd x P	F	1	0.46	0.46	0.142
Fd x Sd x P	F	1	0.10	0.10	0.489
Fc x Sc x P	E	92	19.20	1.33	0.035

All these interactions reflected increasing processing rates as the number of trophic levels (the presence-absence terms) and/or within trophic level diversity (the species richness terms) increased, with the highest processing rates observed when all trophic levels were present at the highest possible diversities (Fig. 3.2).

Average shredders leaf processing efficiency (LPE; Fig 3.3) varied between 0 and 5.54 (mean 1.70 ± 0.05 SE). Again, species composition of shredders and fungi explained a large part of the observed variability (Table 3.2). By contrast with the analysis on overall leaf mass loss, we did not find fungal diversity nor fish presence significant ($P=0.10$ and $P=0.3$, respectively; Table 3.3) on shredders LPE. However, the interaction involving both fungal diversity and predator presence remained highly significant ($P<0.001$; Table 3.2). Actually we observed a negative effect of fish presence in fungal monocultures, while it became positive in fungal mixtures treatments (Fig 3.3).

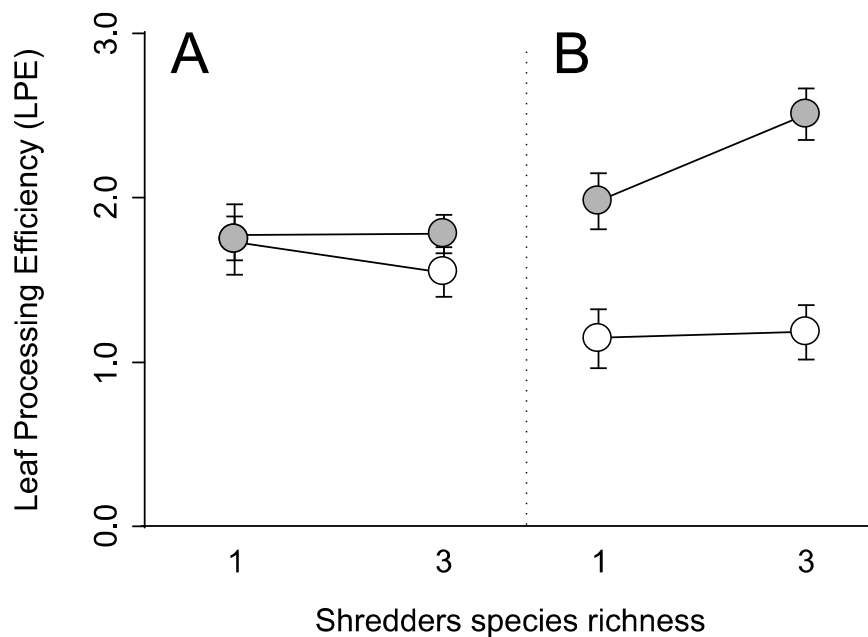


Figure 3.3: Average LPE as a function of shredder and fungal species richness with 1 fungal species (grey dots) and 5 fungal species (black dots) and with fish presence (B) or not (A). Mean \pm SE.

Discussion

Ecosystem process rates in our realistic stream detrital food web were greatest when all three trophic levels were present at the highest levels of species richness. This was not primarily driven by strong diversity effects occurring within any given trophic level, but rather reflected complex interactions between the presence and species richness of the different trophic groups. In particular, detritivore performance was influenced by both bottom-up and top-down processes, as reflected in the positive influences of both higher microbial species richness and the presence of fish on detritivore LPE. These results demonstrate that even relatively modest B-EF relationships occurring within single trophic levels can transmit through ecological networks and interact with changes in food-web structure to influence ecosystem functioning.

The addition of fungal decomposers and detritivorous decomposers was associated with the strongest increases in ecosystem process rates, reflecting the key roles these groups play in decomposition (Gessner *et al.* 1999). However, additional increases in decomposition associated with increasing species richness within these guilds did not become statistically significant until the presence of fish predators also occurred. Previous stream diversity manipulations conducted separately at the microbial and detritivore levels have often revealed positive detritivore diversity effects on leaf decomposition (Jonsson et Malmqvist 2003 ; McKie *et al.* 2008), but highly inconsistent microbial diversity effects (Dang *et al.* 2005 ; Lecerf *et al.* 2005 ; Duarte *et al.* 2006 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009). However, few of the microbial studies were done in the presence of detritivores, whereas all detritivore studies were done in the presence of microbes (Gessner *et al.* 2010). Results from our study indicate any loss of trophic complexity has potential to reduce the occurrence of B-EF relationships.

In stream detrital food webs, detritivorous invertebrates are the consumers that link decomposing fungi and their litter resource with top fish predators (Gessner *et al.* 2010), and in our study their performance was affected both bottom-up, by microbial presence and diversity, and top-down, by the simulated presence of fish. Leaf processing was generally higher across all shredder treatments when fungi were also present, reflecting the enzymatic degradation of leaf structural compounds by microbes, which greatly increases leaf palatability for detritivores (Gessner *et al.* 1999). Additionally, leaf decomposition for both 1- and 3-species detritivore treatments was greater when microbial diversity is higher.

Relationships between microbial diversity and leaf decomposition rates can arise from enzymatic complementarity between fungal species (Suberkropp *et al.* 1983 ; Duarte *et al.* 2006), which could in turn favour higher detritivore processing rates if a greater fraction of leaf structural elements become suitably conditioned and a greater range of nutrients released for detritivore consumption, driving up leaf processing rates. Detritivores also exhibit species-specific preferences for fungal species (Arsuffi et Suberkropp 1984 ; Graça *et al.* 1994), and in our study LPE contrasted among the detritivore species feeding on the various fungal monocultures. Accordingly, a greater scope for complementary resource use associated with the increased likelihood of at least some detritivore species finding patches of their preferred fungal species might be an additional mechanism explaining the positive relationship between greater microbial diversity and higher decomposition (Bärlocher et Kendrick 1973 ; Arsuffi et Suberkropp 1989 ; Graça *et al.* 1994).

The responses of the detritivores were further modified by the occurrence of fish. Specifically, only at the highest microbial diversity level and in the presence of fish was a relationship between detritivore diversity and leaf decomposition apparent. This result reflects responses of the detritivore monocultures. At the 5-species level of microbial richness, two of the four detritivore species responded positively to fish presence, whereas under the remaining microbial treatments both positive and negative responses were observed that likely countered one another. Accordingly, the most diverse detritivore assemblages at the highest level of microbial richness were most likely to include species responding positively to the simulated presence of fish, helping explain the peak in leaf decomposition in the most complex food web.

Positive responses to simulated fish presence could reflect the presence of nutrients in fish waste products which subsidize decomposition through stimulation of microbial activity (Suberkropp et Chauvet 1995), or changes in the behaviour of detritivore species that alter dynamics within the detritivore assemblages (Konishi *et al.* 2001), or detritivore-microbe interactions. The species-specific responses of our detritivore species suggest behaviourally mediated effects. Leaf processing activity was reduced for both stonefly species in the presence of fish when microbial diversity was low, indicating these species reduced their activity when they detected the fish chemical cues to reduce their vulnerability to predation (Kohler et McPeck 1989 ; Chivers et Smith 1998). However, at the higher microbial diversity level there was no decrease in LPE for these species in the presence of fish, indicating that individuals could continue feeding in their immediate localities even if overall activity was

reduced, possibly reflecting positive microbial diversity effects on small-scale resource heterogeneity. In contrast, LPE for the species with the highest per-capita processing rates, *Sericostoma personatum*, was consistently elevated in the presence of fish. This caddisfly possesses a heavy mineral case which renders it less vulnerable to fish predation than the stoneflies, and it does not respond to fish chemical cues (Kohler et McPeck 1989 ; Pestana *et al.* 2009). This would allow *S. personatum* to take advantage of any fertilizing effect of fish waste products on microbial activity, or reductions in competition with the other detritivore species that do reduce feeding in the presence of fish, and increase its own feeding rate.

Connectivity within our detrital food-web was likely to be high, reflecting the vulnerability of three of the detritivores to fish predation, the tight relationship between microbes and their litter resource, and the dependency of detritivores on the microbes for enzymatic decomposition of leaf structural compounds. Our results illustrate how changes in diversity that alter strong consumer-resource linkages (*e.g.*, between microbes and the litter resource, or fish and their detritivore prey) might ramify within a food web, with the potential to thereby increase the importance of diversity for ecosystem functioning (Downing et Leibold 2002 ; Gamfeldt *et al.* 2005 ; Reiss *et al.* 2009). Conversely, strong biodiversity-ecosystem functioning effects apparent within one trophic level may not ramify to other levels where species are weakly linked with their resource, or feed diffusely at multiple trophic levels (Finke et Denno 2005 ; Ives *et al.* 2005 ; Reiss *et al.* 2009). This understanding should allow modeling of the species loss scenarios that within a given food web configuration and ecosystem type are most likely to be associated with changed ecosystem functioning.

Ecosystems worldwide are currently suffering unprecedented rates of biodiversity loss, with top predators often most vulnerable to extinction (Purvis *et al.* 2000 ; Duffy 2003). It has long been understood that such extinctions can affect multiple ecosystem properties, including ecosystem functioning, through trophic cascades. Our results suggest that top predator extinctions are further likely to interact with biodiversity declines within lower trophic levels to alter ecosystem functioning. Indeed, a loss of both the top predator and declines in diversity at either microbial or detritivore levels would rapidly reduce leaf decomposition rates in our detritus-based food webs. In nature, predators can alter biological interactions within food webs not only through the trait-mediated mechanisms studied here, but also through direct consumption (Ruetz III *et al.* 2002 ; Werner et Peacor 2003), and exert a strong control on basal processes, especially when primary consumers face a variety of predators (Wooster et Sih 1995 ; Schmitz *et al.* 2004 ; Zhang *et al.* 2004). Accordingly, the range of possible

interactions between vertical and horizontal diversity is likely to be even greater than observed in our study, although in a recent analysis (Borrett *et al.* 2010) found that the strongest cascading effects in food-web networks are likely to be driven by trait-mediated mechanisms, rather than direct consumption. Overall, our results indicate that previous B-EF research conducted within single trophic levels might have underestimated potential importance of the current biodiversity crisis for ecosystem functioning.

Methods

The experiment was using laboratory microcosms at the Moulis Experimental Ecological Station (French Pyrenees) inside rooms thermally regulated at 10°C. The microcosms were flat plastic containers (11 x 8 x 4 cm) filled with 160 mL of constantly aerated stream water and 3 pebbles ($1.4 \text{ cm}^3 \pm 0.3 \text{ SE}$). Among individual microcosms, we manipulated the species composition and richness of both invertebrate detritivores (all possible combinations of 4 species up to the 3-species richness level) and fungal decomposers (all combinations of 5 species up to the 4-species richness level). All mono- and multispecies combinations were fully crossed with fish presence-absence in three replicates by using of total of 702 microcosms (Fig. 3.1). Half of the water was replaced daily with water from a nearby stream (Rémillassé).

Both fungi and detritivores used in the experiment were sampled from local populations. Monosporic strains of six aquatic hyphomycete species (*Articulospora tetracladia* Ingold, *Clavariopsis aquatica* de Wild., *Flagellospora curvula* Ingold, *Heliscus lugdunensis* Saccardo et Thérri, *Tetrachaetum elegans* Ingold, and *Tetracladium marchalianum* de Wild.) were isolated from foam in stream riffles. Colonization of 10 mm sterilized oak (*Quercus robur* L.) leaf disks by fungi ran during 35 days. For each fungal treatment, inoculation was performed at 15°C in 800 mL of constantly aerated and regularly renewed media (per liter 0.01 g KNO₃, 0.55 mg K₂HPO₄, 0.1 g CaCl₂, 0.01 g MgSO₄ · 7H₂O, pH adjusted to 7), where an inoculum of 90,000 conidia per assemblage or monoculture was added (*i.e.*, 18,000 conidia per species for 5 species communities). Then, batches of six leaf discs were taken from each fungal treatment and added to corresponding individual microcosms.

Shredders (*Sericostoma personatum* Kirby and Spence, *Nemoura flexuosa-marginata* group Zwick, *Protonemura meyeri* Pictet and *Gammarus fossarum* Koch) were collected from three surrounding streams, kept in aquaria at 10°C and fed with natural litter decomposing in the Remillassé. Six animals were added in microcosms subjected to 1-sp and 3-sp shredders treatments. During the experiment, dead and emerged individuals were replaced daily.

Water originating from 40 L aquaria containing three brown trouts (*Salmo trutta fario* L.) (one 2-yr-old and two yearlings) was added to fish-treatment microcosms at the beginning of the experiment to simulate fish proximity. For daily water replacement during the experiment, we used that solution diluted five times in stream water. To keep kairomone concentration constant, water from fish aquaria was renewed each day. Microcosms without fish presence were filled directly with stream water stored in similar aquaria.

The experiment was stopped when leaf mass loss approached 100% in the fastest decomposition treatment (*i.e.*, after 130 h). Leaf disks were freeze-dried (8.10^{-2} mbar, 24 h) and shredders were dried (60°C, 48 h). All were weighed with 0.01 mg precision.

We determined the leaf mass loss as the difference between the average initial mass of a batch of 6 leaf disks (29.70 mg \pm 0.42 SE) and final mass at the end of the experiment. We performed an ANOVA of this variable with the presence of predator (P) and shredders and fungal diversity (Sd and Fd, respectively; 3 levels each) as factors. We defined contrasts for these two last factors to allow the assessment of the presence *vs.* absence (comparison between 0 and 1 species treatments) in both fungi and shredders (Fp and Sp) as well as the diversity (comparison between 1 and 3/5 species) effects (Fsp and Ssp). Fungal and invertebrate species composition were nested as error terms with fungal and detritivore richness respectively, so that richness effects were tested relative to variation among species combinations, and not among microcosms (Schmid *et al.* 2002). We used Type I sum of squares, which are based on the improvement in fit gained by adding terms in a particular sequence. Since we expected complex patterns, we included third order interactions between these factors. Leaf mass loss was square root-transformed to satisfy assumptions of normality and homoscedasticity of variances for ANOVA.

We calculated leaf processing efficiency (LPE) of detritivores relative to their metabolic capacity (MC) (McKie *et al.* 2008). Initial leaf disks biomass was estimated as the averaged observed final mass in controls (*i.e.*, without macroinvertebrates treatments) in each fungal combination, to account for macroinvertebrates-induced mass loss only. Macroinvertebrates

body mass per species, used to calculate per capita MC, was corrected for mortality during the experiment. Assuming that dead individuals lacked for 24h of experiment and were replaced by average sized individuals, we estimated the effective average body mass of each species in each microcosm as follows:

$$E_{mass_{iM}} = F_{mass_{iM}} - d_{iM} \cdot A_{mass_i} / t$$

with $E_{mass_{iM}}$ being the estimated effective biomass, $F_{mass_{iM}}$ the observed final biomass, d_{iM} the total number of dead individuals of a given species i in a given microcosm M during the experiment, A_{mass_i} the average observed body mass for species i , and t the duration of the experiment in days.

Following McKie *et al.* (McKie *et al.* 2008) we used the Kleiber's relationship and assumed an exponential relationship between metabolism and body size (see Brown *et al.* (Brown *et al.* 2004)) to calculate per capita MC for each species in each microcosm:

$$\text{per capita } MC_{iM} = (\text{per capita } mass_{iM})^{0.75}$$

where per capita MC_{iM} and $mass_{iM}$ are the per capita metabolic capacity and mass in mg of species i in a given microcosm M , respectively.

Then we summed per capita MS across all species in each microcosm to determine total shredder MC, and determined LPE as the ratio between macroinvertebrates-induced leaf mass loss and total shredder MC (expressed in % leaf mass loss \cdot shredders MC^{-1}). We performed an ANOVA on log transformed LPE using the same model structure (*i.e.*, with composition terms in an error model) as on leaf mass loss, but excluding control treatments (no fungi and no macroinvertebrates) and thus presence terms.

All statistical analyses were performed using the R software (version 2.6.0) (The R core team 2007) and results were considered as significant when $P < 0.05$.

Acknowledgements

Funding was provided by the ESF EuroCORES programme EuroDIVERSITY to the collaborative research project BioCycle. BioCycle is endorsed by DIVERSITAS as contributing toward their current scientific research priorities in biodiversity science. We thank the head of Moulis Experimental Ecological Station of the CNRS for providing facilities, Bernhard Schmid for advices in statistics, Sylvain Lamothe for technical assistance, and the pisciculture of Soueich for providing autochthonous brown trouts.

CHAPITRE 4. REPARTITION DE LA DIVERSITE DES HYPHOMYCETES AQUATIQUES LE LONG D'UN GRADIENT DE LATITUDE

Résumé

La diversité des hyphomycètes aquatiques a un rôle clé dans le fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin hétérotrophes (voir Chapitres 2 et 3). En effet, outre le fait qu'ils agissent en décomposeurs en tant que tels et contribuent de manière significative aux pertes de masse de litières, leur diversité peut favoriser l'activité de dégradation par les macroinvertébrés détritivores. Ainsi, une perte de biodiversité des hyphomycètes aquatiques pourrait avoir des conséquences importantes sur les flux de matière et d'énergie dans les cours d'eau de tête de bassin. Elle pourrait également induire sur le long terme des modifications dans la structure des communautés de macroinvertébrés en favorisant des espèces particulières et en modifiant qualitativement et quantitativement les interactions compétitives entre espèces. Toutefois, envisager les conséquences fonctionnelles d'une diminution de la diversité des champignons aquatiques nécessite une bonne connaissance *a priori* des patrons de diversité à l'échelle globale, et des facteurs qui l'influencent *in situ*.

Depuis les prémices des études portant sur la distribution des hyphomycètes aquatiques, de nombreuses études ont décrit l'effet de multiples facteurs sur la diversité et la répartition des espèces (pH, saisonnalité, altitude, végétation riveraine, présence de macroinvertébrés décomposeurs...). Toutefois la grande majorité de ces études ont été menées en cours d'eau tempéré, et peu d'études se sont intéressées à la répartition à une échelle plus globale de la diversité des champignons aquatiques. Dans cette étude, nous comparons les communautés d'hyphomycètes aquatiques associées à différentes espèces de litières natives dans plusieurs cours d'eau répartis sur un gradient de latitude. Par l'exclusion expérimentale des macroinvertébrés détritivores, nous évaluons l'influence de la qualité des litières, du climat, et de l'activité des macroinvertébrés sur la structuration des communautés d'hyphomycètes aquatiques.

Nos résultats suggèrent que la diversité des hyphomycètes aquatiques associés aux litières varient le long du gradient de latitude, et atteint un maximum au niveau des zones tempérées et méditerranéennes. Ces résultats ouvrent des perspectives intéressantes quant aux relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes au sein de ces différents biomes. En effet s'ils ne présentent pas la même diversité fongique initiale on peut s'attendre à ce que des processus tels que la décomposition des litières soient altérés, et répondent de manière différente à des modifications de la diversité au sein du réseau trophique.

LATITUDINAL PATTERN OF AQUATIC HYPHOMYCETES DIVERSITY ASSOCIATED WITH DECOMPOSING LEAF LITTER

Jérémy Jabiol, Andreas Bruder, Brendan G. McKie, Mark O. Gessner, Björn Malmqvist, Marikka Makonen, Veronique Vos, Edwin Peeters & Eric Chauvet (manuscript in preparation, list and order of authors are tentative)

Abstract

Although of primary importance in stream ecosystems functioning, little is known about the global distribution of freshwater fungi (such as aquatic hyphomycetes). Species diversity has been recognized to peak at low latitudes for many types of organisms. However, studies focused essentially on plants or animals from terrestrial environments and the few studies conducted in freshwaters showed less obvious patterns and contradictory results.

The lack of intensive fungal community description at both high and low latitudes, as well as the methodological discrepancies between studies, do not allow describing any robust relationship between aquatic fungal diversity and latitude. This study is a first report on the latitudinal of aquatic hyphomycetes associated with a comparable set of various leaf litter species and in different trophic context (exclusion of leaf-eating macroinvertebrates). Within each region, no influence of macroinvertebrates consumption but of substrate quality was observed. Whichever the substrate quality, aquatic hyphomycete diversity reached a maximum at mid-latitude with 23 species in Mediterranean stream and 13 in both tropical and subarctic region while temperate and boreal streams exhibited intermediate levels of diversity, with 19 and 16 species respectively. We suggest that temperature and riparian plant phenology, both exhibiting variations with latitude and being more constraining under the tropic and the arctic, could explain such pattern.

Key-words: aquatic hyphomycetes, species richness, latitudinal gradient, sporulation, litter quality, macroinvertebrates exclusion.

Introduction

Aquatic hyphomycetes are of primary importance in headwater streams ecosystem functioning. They are, together with detritivorous macroinvertebrates, the main drivers of leaf litter decomposition which is the basal process in such ecosystems, supporting a diverse food web (Wallace *et al.* 1997) and providing essential goods and services to humanity (Lecerf et Richardson 2009). They strongly contribute to leaf decomposition – their biomass potentially accounting for up to 10-20% of total decomposing leaf biomass (Gessner 1997 ; Methvin et Suberkropp 2003) - and facilitate the activity of leaf-eating macroinvertebrates through enzymatic ‘conditioning’ of leaf tissues (Bärlocher et Kendrick 1975 ; Arsuffi et Suberkropp 1988). Because of such ecological relevance of these organisms, many studies focused during past years on which factors drive aquatic hyphomycetes activity, diversity and community structure. For example, the species composition and/or diversity of leaf litter inputs, depending on the riparian canopy (Benfield 1997 ; Pozo *et al.* 1997), may influence the relative abundance of species and their diversity at the local scale (Bärlocher et Graça 2002 ; Laitung et Chauvet 2005 ; Lecerf *et al.* 2005). Several abiotic factors such as water quality (Pascoal *et al.* 2005 ; Baudouin *et al.* 2008), altitude or seasonality (Suberkropp 1984 ; Chauvet 1991 ; Gessner *et al.* 1993 ; Fabre 1998) are known to affect aquatic hyphomycetes community structure and composition. The quality and diversity of the substrate has been shown to influence local communities as well (Nikolcheva *et al.* 2003 ; Kominoski *et al.* 2008), which exhibit successional patterns (Gessner *et al.* 1993) while the leaf changes in its physico-chemical properties during decomposition process. Finally, leaf-eating macroinvertebrates, which eat on both fungal mycelium and leaf tissue act in the same time as consumers and competitors of fungi since they decrease the availability of leaf litter to be colonized by fungi (Bärlocher 1980). Because they exhibit feeding preferences for different species of fungi, their activity may influence fungal community structure, composition and biomass. Thus, different macroinvertebrates communities containing various species which exhibit different fungal preferences, selectivity (Arsuffi et Suberkropp 1989) or feeding strategies (*e.g* eating preferentially on fungal mycelia or leaf tissues) (Graça et al. 1993) may impact fungal communities in different ways.

Very few studies have focused on microbial diversity patterns at larger scales (Arnolds 2007). Focusing specifically on freshwater fungi, Shearer et al (2007) suggested that their species richness could exhibit maxima in temperate areas, but couldn’t precluded that this pattern was due to a geographical bias in the collection effort rather than to a relevant biological pattern.

Such a mid-latitude peaking pattern would contrast sharply with observations made on many other taxonomic groups and ecosystems (Pianka 1966 ; Hillebrand 2004), showing peaks at low latitudes and decreases at high latitudes for both Northern and Southern hemispheres (Rosenzweig 1995 ; Gaston 2000). However the mechanisms underlying this pattern are still not well understood and have lead to many non-exclusive hypotheses (Rohde 1992 ; Rosenzweig 1995 ; Colwell et Lees 2000 ; Allen *et al.* 2002). It seems that different biomes, realms or organisms are susceptible to exhibit different patterns and some have been neglected by researchers compared to others.

Especially, freshwaters diversity patterns have been poorly studied compared with terrestrial and even marine environments, and show contradictory results (Vinson et Hawkins 1998 ; Boulton 2008). Actually, Hillebrand (2004) in a meta-analysis find a weaker increase of freshwater diversity with decreasing latitude compared with terrestrial and marine systems. Studies comparing stream invertebrate assemblages have reported higher (Stout et Vandermeer 1975 ; Jacobsen *et al.* 1997 ; Coffman et de la Rosa 1998) and others lower or similar (Hubendick 1962 ; Flowers 1991 ; McCreadie *et al.* 2005) benthic invertebrate richness in tropical as compared to temperate streams (Vinson et Hawkins 2003).

Raja et al (2009), focusing specifically on latitudinal distribution patterns of freshwater fungi (ascomycetes) pointed out a “lack of comprehensive, directly comparable studies from different geographical locations”. They conclude on an increased diversity with increasing latitude in Florida, but interpreted this pattern as a peninsula effect (see Simpson (1964)). Following Ho et al (2001) we suggest that specifically designed studies are needed to encompass a broader geographical range and latitudinal gradient. Actually, if several studies described aquatic hyphomycetes communities at various latitudes, including tropical (e.g. Padgett 1976 ; Raviraja *et al.* 1998 ; Schoenlein-Crusius et Grandi 2003) and subarctic (Müller-Haeckel 1977 ; Engblom *et al.* 1986) areas, the collection effort is still much higher in temperate areas, and discrepancies in the methodology of hyphomycetes collection do not allow drawing any conclusion about latitudinal variation of aquatic hyphomycetes diversity.

In this study we described aquatic hyphomycetes communities associated with litter-packs from 5 different low-order streams located along a latitudinal gradient ranging from the arctic to the tropic. Because fungal community structure are potentially altered by substrate quality and leaf-eating macroinvertebrates activity at a given time, we used in each site 4 different native litter types which shared some characteristics relevant to decomposition, and used litter bags of different mesh sizes to manipulate macroinvertebrates community structure. We expected that aquatic hyphomycetes diversity reaches a maximum under mid-latitudes, (2)

that both litter quality and macroinvertebrates activity alter fungal communities, and finally (3) that the diversity pattern is consistent across these different contexts (litter quality and macroinvertebrates presence/absence).

Material and methods

Study sites and litter

We studied aquatic hyphomycetes communities associated with native litter from 5 different streams located along a latitudinal gradient in five biomes: subarctic (Kopperåsen, Sweden: 68°26'N, 18°28'E), boreal (Krycklan, Sweden: 64°16'N, 19°50'E), temperate (Mosbeek, Netherlands: 52°26'N, 5°32'E), Mediterranean (Maureillas, France: 42°28'N, 2°48'E), and tropical (Unnamed, French Guyana: 5°04'N, 53°00'W). All were low (1st – 3rd) order streams with circum-neutral pH (6.8-7.9).

For each region, 4 native litter species representative of the following types of functional traits were selected: 'Evergreen', 'Nitrogen fixer', 'Fast-decomposing' and 'Slow-decomposing' (Table 4.1), allowing a comparison of native species which exhibit a similar set of traits. Moreover we used a standard litter, *Ailanthus altissima* (Mill., Swingle) which is an exotic species in each region to compare fungal communities from an identical species across the gradient.

Technique

Air-dried leaves were introduced in litter bags with three different mesh sizes in order to exclude macroinvertebrates according to their body size, and thus experimentally alter the macroinvertebrates' community to assess their influence on fungal communities (Bärlocher 2005). Coarse mesh bags (5 mm) allowed the access of the whole macroinvertebrates community, while fine mesh bags (0.25 mm) excluded all macroinvertebrates. Finally, we manipulated macroinvertebrates community structure using an intermediate mesh size (1 mm) which allows the access of small macroinvertebrates but excludes larger ones, resulting in an alteration of both macroinvertebrates diversity and community composition.

Table 4.1: Stream locations and litter species from each functional groups and sites

Site	Location	Evergreen	Slow deciduous	Fast deciduous	N-fixer
Subartic	Abisko, Sweden	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> (L.)	<i>Populus tremula</i> (L.)	<i>Sorbus aucuparia</i> (L.)	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench
Boreal	Krycklan, Sweden	<i>Rhododendron Tomentosum</i> (Harmaja)	<i>Betula Pubescens</i> (Ehrh)	<i>Prunus padus</i> (L.)	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench
Temperate	Springendaal, Netherlands	<i>Ilex aquifolium</i> (L.)	<i>Fagus sylvatica</i> (L.)	<i>Salix cinerea</i> (L.)	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.
Mediterranean	Maureillas, France	<i>Quercus ilex</i> (L.)	<i>Pistacia Terebinthus</i> (L.)	<i>Fraxinus Angustifolia</i> (Vahl)	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.
Tropical	Petit-Saut, French Guyana	<i>Eperua falcata</i> (Aubl.)	<i>Vochysia Densiflora</i> Spruce ex Warm.	<i>Qualea rosea</i> (Aubl.)	<i>Diploptropis Purpurea</i> (Rich.) Amshoff

The experiment was fully replicated 5 times into different and spatially distinct blocks on each stream, corresponding to distant (at least 50 m) reaches of the same stream. The 5 species treatments, fully crossed with 3 different mesh size and 5 times replicated resulted in 75 samples per region.

Each litter bag initially contained 5g of litter. The experiment in each region ran until the fastest decomposing species in coarse mesh bags reached approximately 30% of remaining mass. This 30% threshold allowed guaranteeing that enough material was left in the fast decomposing species, and all the more in slower decomposing species.

At the end of the experiment, 10 leaf disks of 14.2mm diameter from 10 different leaves were removed from each species. The disks were placed in glass Petri dishes filled with 20ml of stream water in an incubator at the average temperature of the stream water during the experiment. We used a common 240 degree-hours duration of incubation to take into account differences in temperature incubation which may stimulate the production of conidia in the warmer regions. Then we remove leaf material and transferred water from the Petri dish to a centrifuge tube where 2mL of 37% formalin were added. Total volume was adjusted to 30mL using distilled water. Then an aliquot of each of the resulting spore suspensions was filtered through membrane filters (5µm pore size), and the trapped spores were stained with 0.1% Trypan blue in 50% lactic acid, counted and identified at 160–200x (see Bärlocher 2005). Because remaining material was too low under the tropics on standard litter, we weren't able to cut disks and make sporulation samples.

Statistical analyses

First, we compared fungal communities associated with different litter species and different mesh sizes within each site. To this end we performed an analysis of similarity (ANOSIM) testing for the significance of the differences between samples for both factors (Clarke, 1993), followed by a non-metric multidimensional scaling for illustration. For both analyses we used the Bray-Curtis measure of ecological distance (Bray and Curtis, 1957) with samples where only a few conidia were counted being removed when appearing graphically as outliers.

In a second step, we compared the species richness of fungal communities associated with litter samples across the gradient. We performed a second order polynomial model on species richness testing for a bell curve, including the functional type of litter (factor) and the latitude (continuous polynomial term). We included in this model the second order interactions between functional type and latitude to assess the consistency of such relationship across the different substrate types. Because the number of counted conidia was different among samples, we included the logarithm of the number of counted conidia per sample as a covariate to correct for a probabilistic increase in species number with the number of counted conidia, assuming that the species richness should increase with the number of counted conidia as follows: $E_s = A \times \log(N)$ with E_s the expected species richness (*i.e.*, predicted from the number of counted conidia), N the number of counted conidia and A the best constant determined by the model.

For illustrations, we calculated a corrected species richness accounting for the differences in the number of counted conidia between samples as follows: $C_s = O_s - E_s$ with $E_s = A \times \log(N)$, with C_s and O_s the corrected and observed species richness.

Results

- Within site comparisons

We found a total of 13, 23, 19, 16 and 13 species in tropical, Mediterranean, temperate, boreal and subarctic sites, respectively (see the species list in Appendix). In each biome the ANOSIM tests revealed significant differences between fungal communities on the various litter types ($p < 0.001$) (Table 4.2a and Fig. 4.1). However the significance of the ANOSIM

was not always due to differences between the same functional types. In the Mediterranean site we observed significant differences between all five species while in other sites only some litter types differed from the others. Such differences between communities on different substrates are illustrated by NMDS ordinations (stress 6.13% to 19.48%) (Fig. 4.1). No difference in species richness between mesh sizes was observed ($p>0.39$; Table 4.2b and Fig. 4.2) except in the tropical site where samples from fine and medium mesh bags did not contain conidia.

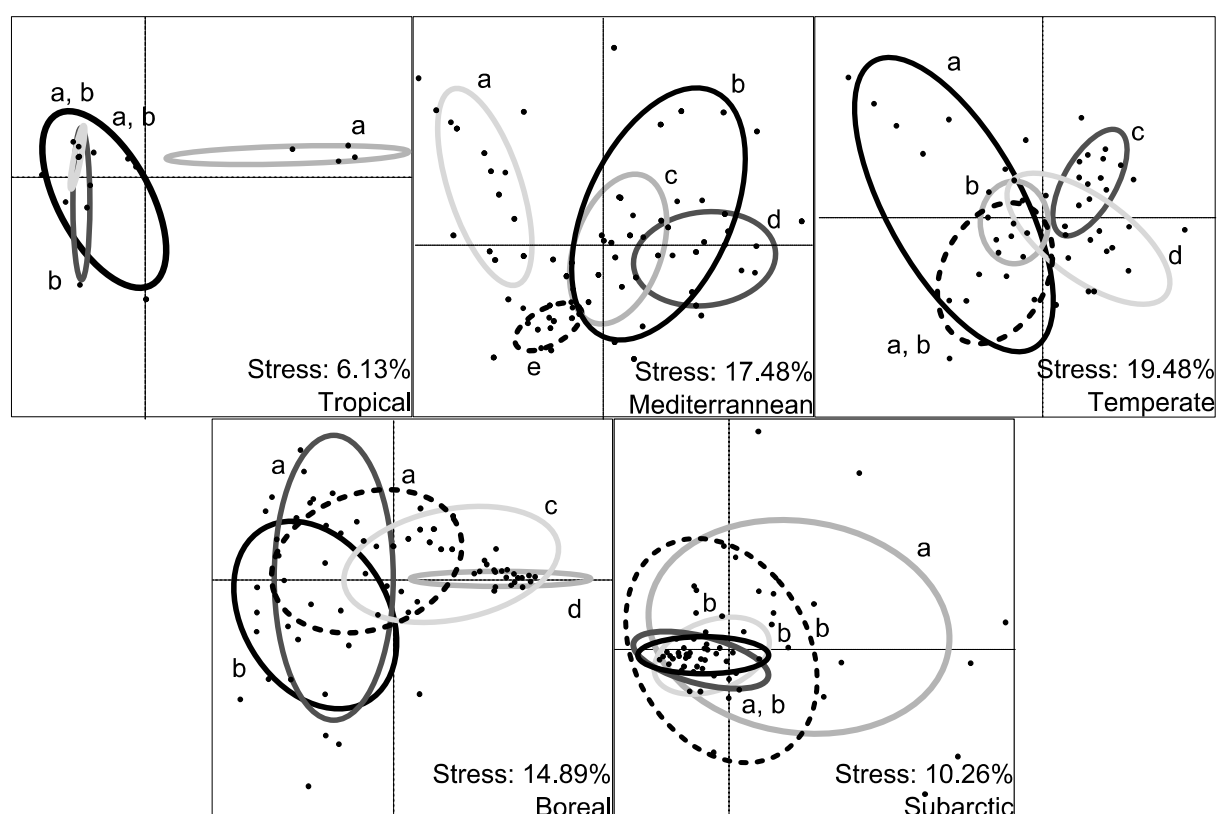


Figure 4.1: NMDS ordinations from within site comparisons between different litter types in different colored ellipsoids from black to light grey (evegreen, slow decomposing, N-fixer, fast decomposing) and standard litter in dotted line. Different letters indicate significant differences between hyphomycete community from concerned litter types (ANOSIM)

Table 4.2: results of ANOSIM within site comparisons with *R* and *P* values of ANOSIM for both litter type and mesh effects. No conidia were identified from fine and medium mesh bags for the tropical site.

	a) Litter type		b) Mesh size	
	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
Tropical	0.581	<0.001	-	-
Mediterranean	0.640	<0.001	0.002	0.397
Temperate	0.537	<0.001	0.031	0.78
Boreal	0.511	<0.001	0.018	0.842
Subarctic	0.096	0.001	$<1.10^{-4}$	0.473

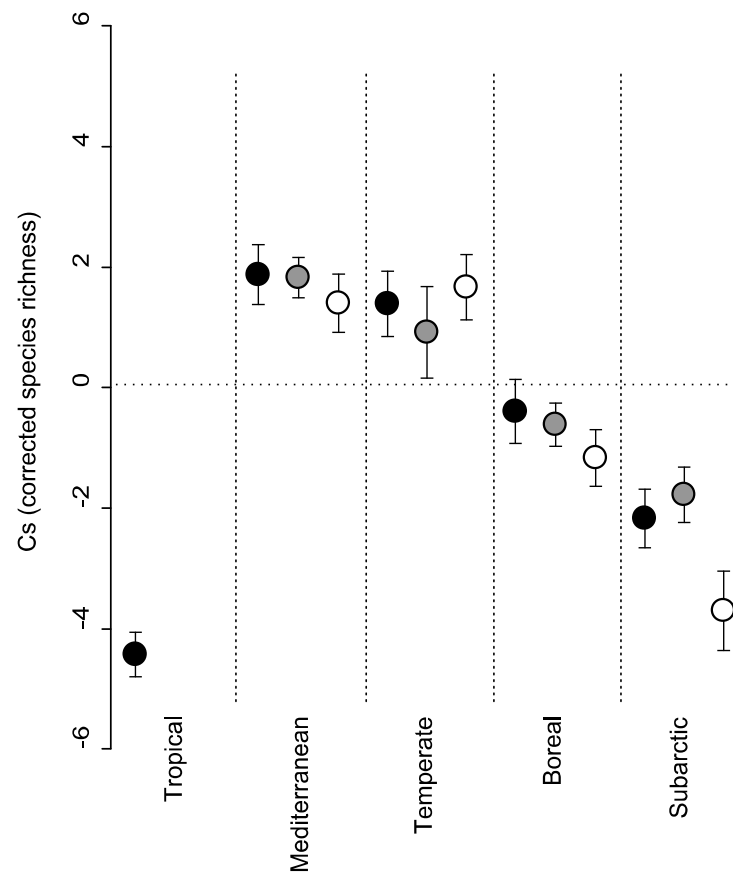


Figure 4.2: Average corrected species richness (Cs) in each mesh size (coarse, medium and fine sequentially from black to white) and site \pm SE. Calculation of corrected species richness is described in Material and Methods section.

- Along the gradient

The second order polynomial regression fitted well with our results with squared latitude but not latitude being significant, predicting a maximum of hyphomycetes species richness at 39°N corresponding to Mediterranean area (Fig. 4.2 and Fig. 4.3). The final model results (adjusted $R^2=0.667$) are shown in Table 4.3. It predicted the following relationship between species richness and the logarithm of the number of counted conidia: $Es = A \times \log(N)$ with $A = 1.45$ used to calculate corrected species (Cs) richness for illustrations (see Material and Methods section). The significant functional type term is due to the fact that, in average, slow decomposing and nitrogen fixer litters exhibited higher species richness ($Cs = 0.95$ and 0.66 respectively) than did evergreen ($Cs = -0.23$) and fast decomposing ($Cs = -0.57$) litter types. Standard litter generally exhibited intermediate to low species richness (*e.g.* Mediterranean site) with average $Cs = -0.40$, and fungal diversity associated with standard litter was maximal in the temperate site.

Mesh size effect was not significant, nor in interaction with latitude, meaning that fungal species richness was not affected by macroinvertebrates activity, whichever the position along the gradient and the macroinvertebrates community structure.

Table 4.3: ANOVA table from the final polynomial model with species richness as target variable, with log of counted conidia to correct for the number of counted conidia, the latitude, squared latitude as continuous variables and functional type as a factor.

	Df	SS	P
Log (Counted)	1	1346.79	$<1.10^{-3}$
Latitude (L)	1	1.84	0.534
Squared latitude (L^2)	1	1172.63	$<1.10^{-3}$
Fonctional type (Ft)	3	125.08	$<1.10^{-3}$
Mesh size (Ms)	2	7.99	0.433
L x Ft	3	4.43	0.818
L x Ms	2	1.62	0.844
Residuals	231	1098.28	

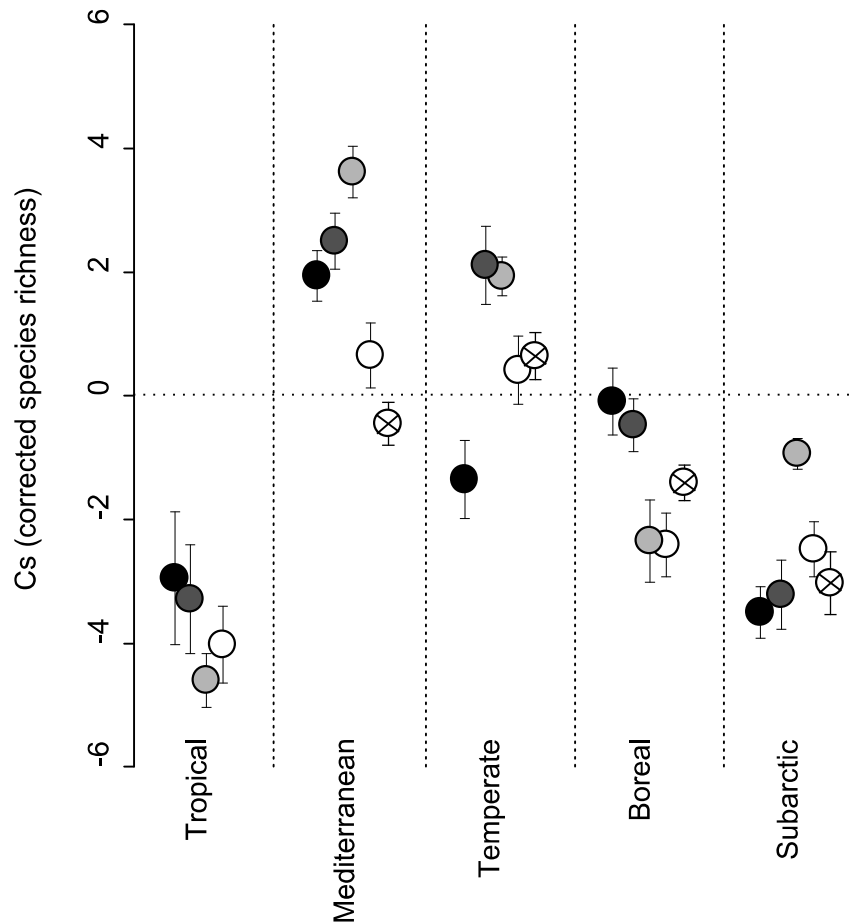


Figure 4.3: Average corrected species richness (Cs) in each litter type (evergreen, slow decomposing, N-fixer and fast decomposing sequentially from black to white) and site \pm SE. Calculation of corrected species richness is described in Material and Methods section.

Discussion

The typical increase of diversity with decreasing latitude found in many other taxa (Rosenzweig 1995 ; Gaston 2000) did not occur with the community of aquatic hyphomycetes on leaves. Species richness peaked at mid latitudes, concurring with the mid-latitude maximal diversity suggested by Shearer et al (2007) in a meta-analysis on freshwater fungi. Here we found a similar pattern using a common protocol of sampling across a broad latitudinal gradient ranging from the arctic to the tropics on a similar variety of substrate quality.

As expected, we find differences in terms of community composition between different litter types in each region, illustrating the fact that different litter types were not at the same stage of decomposition. Interestingly, these differences were stronger in the mid latitude regions,

where the highest fungal diversity was observed. It may reflect the fact that diverse communities are able to be supported by a stronger specialization of species leading to better resource partitioning. Fungal communities associated with native vs. standard litter did not differ significantly except in the Mediterranean region where it exhibited lower fungal diversity, maybe because it was in a more advanced stage of decomposition.

Finally, concurring with findings of Ferreira and Graça (2006) and Chung and Suberkropp (2008), we did not observe any mesh size effect, except in the tropical site, suggesting that the effect of macro-decomposers on aquatic hyphomycetes community structure is too weak (or inexistent) to be detected, or may depend on the decomposition stage of the litter (see Bärlocher 1980). Thus aquatic fungi communities would be more under bottom-up (substrate quality) than top-down controls, being weakly (or not) affected by the consumption by macro-consumers. The absence of conidia in fine and medium mesh bags for the tropical site may have a different origin. It could reflect the fact that tropical hyphomycetes growth could be strongly limited by water oxygenation, decreased by warm temperatures and slow current in such streams and worsened by fine mesh treatments.

Despite of these differences between leave species within each region, the mid-latitude maximal diversity was respected whichever the considered litter type. On average, the highest species richness occurred in both deciduous slow decomposing and nitrogen-fixer litter, and the lowest in evergreen and deciduous fast decomposing species which may reflect the succession of fungal species on litter exhibiting different initial quality. Actually, aquatic hyphomycetes diversity follows successional patterns with maximal diversity at intermediate stage of decomposition. Refractory litter like evergreen species are in early colonization stage and fast decomposing species in late decomposition stage explaining why these two litter types exhibit lower fungal diversity when compared with intermediate litter qualities (slow decomposing and nitrogen fixer).

That mid-latitude peak of diversity would concur with the findings by Ho et al (2001) of higher diversity of woody debris associated fungi in subtropical areas compared to tropical areas, and by Raja et al (2009) who described similar patterns although at a different scale. It also concurs with a relative scarcity of shredders species under the tropics compared with temperate streams (Dobson *et al.* 2002), although still in debate (Cheshire *et al.* 2005). Similarly Vinson and Hawkins (2003) and Da Palma and Figueroa (2008) described Plecoptera species richness in streams to peak at mid-latitude, most of them being involved in detritus based food webs. Such patterns have been suggested to be due to a lower litter quality

under the tropics as adaptations against herbivory and high rainfall (Coley et Barone 1996 ; Yule *et al.* 2009), such mechanism also applying to aquatic hyphomycetes.

Thus leaf litter decomposition in tropical streams could be mediated by other micro-organisms than in temperate regions, which would imply differences in terms of ecosystem functioning and nutrient fluxes. If the scarcity of leaf eating macroinvertebrates, compensated by the occurrence of macro-consumers (shrimps, crabs and fishes) in tropical streams has been well studied (e.g Rosemond *et al.* 1998 ; Crowl *et al.* 2001 ; Dobson *et al.* 2002), less is known about the relative contribution of different types of micro-organisms, including bacteria, aquatic hyphomycetes and other fungi. Gonçalves *et al.* (2006 ; 2006) suggest that bacteria could be more important (at least in early stages of decomposition) in tropical than previously demonstrated in temperate streams, which concurs partially with findings of Abelho *et al.* (2005) who suggest that bacterial biomass associated with decomposing litter is higher in tropical streams than in most temperate streams.

As well, changes in temperature have been also proposed to fit well with shifts in species diversity along latitudes (Rohde 1992 ; Gaston 2000 ; Rombouts *et al.* 2009), and could have a critical importance in aquatic environment and on the decomposition process (Irons *et al.* 1994 ; Couteaux *et al.* 1995 ; Mathuriau et Chauvet 2002). Aquatic hyphomycetes diversity could be limited at high latitudes by cold temperatures, limiting their metabolism as well as resource availability (tundra – like environments), allowing only a few adapted species to coexist. Both climate and plant phenology also varies with altitude and could explain longitudinal variations in the diversity of stream organisms reported by several authors (Chauvet 1991 ; Fabre 1998 ; Raviraja *et al.* 1998), with increased species richness at mid-altitudes comparable to and acting with the effect of latitude (Rohde 1992 ; Jacobsen *et al.* 1997 ; Yule *et al.* 2009). Thus maximal aquatic diversity in a given region would be found at increased altitude with decreasing latitude. Moreover, tropical streams may exhibit wider temperature gradient, from lowlands (high temperature) to the highest altitudes (Covich 1988), specially in mountainous regions (Andes, Himalaya) and thus exhibit more diverse fungi communities than temperate ones at a larger scale (catchment). Thus the scale dependence of patterns of diversity along latitudinal gradients for such organisms could be important, depending strongly on the length of stream which has been considered (Lyons et Willig 2002 ; Stevens et Willig 2002 ; Hillebrand 2004).

As well, the diversity of aquatic hyphomycetes depends on the methodology used to describe communities. Several techniques can be used to describe aquatic hyphomycetes communities from conidia (Gessner *et al.* 2003): identification of conidia trapped in foam, from the water

column, or released from inoculated litter (*e.g.*, this study). Finally, molecular approaches (*e.g.* DGGE and T-RFLP) (see Bärlocher 2007) could reveal different patterns since it relies on DNA presence throughout the mycelium, and thus allows detecting species in all stages of life cycle (*i.e.*, including non-sporulating mycelium), and can allow describing diversity patterns in other types of micro-organisms such as bacteria and other types of fungi (Nikolcheva et al. 2003). These different techniques give different complementary measures of fungal community structure and diversity. Thus we suggest that combining them along a broad latitudinal and altitudinal gradient would be useful to draw general conclusions about global patterns in aquatic hyphomycetes diversity and headwater streams functioning.

Acknowledgements

Funding was provided by the ESF EuroCORES programme EuroDIVERSITY to the collaborative research project “BioCycle”. BioCycle is endorsed by DIVERSITAS as contributing towards their current scientific research priorities in biodiversity science. We acknowledge the Biocycle consortium for stimulating discussions about that study.

Appendix

Appendix 4.1: Occurrence of each species within regions along the latitudinal gradient

	Tropical	Mediterranean	Temperate	Boreal	Subarctic
<i>Alatospora acuminata</i>		X	X	X	X
<i>Alatospora pulchella?</i>		X			
<i>Anguillospora crassa</i>		X	X		X
<i>Anguillospora filiformis</i>		X	X		X
<i>Anguillospora longissima</i>		X	X		
<i>Anguillospora gigantea</i>	X				
<i>Anguillospora sp1</i>	X				
<i>Anguillospora sp2</i>				X	
<i>Anguillospora sp3</i>					X
<i>Articulospora tetracladia</i>	X		X	X	X
<i>Clavariopsis aquatica</i>		X	X		
<i>Clavatospora longibrachiata</i>		X	X	X	
<i>Crucella subtilis</i>		X	X		X
<i>Culicidospora aquatica</i>					X
<i>Flagellospora curvula</i>	X	X	X	X	X
<i>Fontanospora alternibrachiata</i>					
<i>Geniculospora inflata</i>					
<i>Heliscella stellata</i>		X	X	X	
<i>Heliscella stellatacula?</i>		X			
<i>Heliscus lugdunensis</i>		X	X	X	

Appendix 4.1(continued)

	Tropical	Mediterranean	Temperate	Boreal	Subarctic
<i>Lemmoniera aquatica</i>		X		X	X
<i>Lemmoniera cornuta</i>		X			
<i>Lemmoniera sp1</i>				X	
<i>Lemmoniera sp2</i>					X
<i>Lemmoniera terrestris</i>		X		X	
<i>Mycocentrospora sp</i>			X		
<i>Pyramidospora sp</i>	X				
<i>Stenoclaadiella neglecta</i>		X	X		
<i>Sympodocladium sp</i>					
<i>Taeniospora gracile</i>					X
<i>Tetrachaetum elegans</i>		X	X	X	X
<i>Tetracladium marchalianum</i>	X	X		X	X
<i>Tricladium chaetocladium</i>		X	X	X	
<i>Tricladium patulum</i>					X
<i>Tricladium splendens</i>			X		
<i>Tripospermum myrtii</i>		X	X		
<i>Triscellophorus sp1</i>	X				
<i>Triscellophorus monosporus</i>	X				
<i>Tumularia aquatic</i>		X	X		
<i>Tumularia tuberculata</i>		X	X		
Unidentified 1	X				
<i>Varicosporum sp</i>					X

CONCLUSIONS GENERALES

1. Biodiversité et décomposition en cours d'eau de tête de bassin

1.1 Structuration des communautés de décomposeurs

La diversité et la composition en espèces d'une communauté naturelle impliquent un ensemble de processus qui mettent en jeu les facteurs biotiques et abiotiques du milieu (Gaston 2000). Le chapitre 4 décrit les communautés d'hyphomycètes aquatiques associées à différents types de litières le long d'un gradient de latitude. La latitude, corrélée avec de multiples facteurs abiotiques (notamment la température) y joue un rôle prépondérant dans la détermination de la diversité de ces organismes. Les mécanismes qui en sont responsables impliqueraient non seulement une influence directe des conditions abiotiques (température, oxygénation de l'eau) mais également une influence indirecte par le biais de la qualité des litières. En effet, la composition des communautés végétales riveraines sont elles-mêmes sous l'influence des contraintes du milieu. Par exemple, il a été suggéré que les conditions du milieu sous les basses latitudes favorisaient par le biais de la sélection naturelle des espèces présentant des mécanismes de défense contre l'herbivorie et les précipitations abondantes (Coley et Barone 1996 ; Yule *et al.* 2009). Ces mécanismes, en conférant des propriétés particulières aux litières en les rendant plus réfractaires à la décomposition, seraient responsable d'une diversité moindre des communautés de décomposeurs sous les tropiques (Dobson *et al.* 2002 ; Yule *et al.* 2009).

De même, à l'échelle du paquet de litière, les communautés d'hyphomycètes aquatiques (Gulis 2001) mais aussi de macroinvertébrés détritivores (LeRoy et Marks 2006) pourraient dépendre de la qualité de la litière, et donc de la présence au sein du paquet de litières d'un type de litière particulier (e.g. espèces labiles) (Figure 9.1 ; Chapitres 1, 2 et 4). Toutefois la structuration de ces communautés à cette échelle met en jeu d'autres types de mécanismes. Dans le cas des hyphomycètes aquatiques, il a été montré que certains traits fonctionnels des litières pouvaient retarder la colonisation et/ou la croissance du mycélium. Par exemple, les propriétés de surface de la litière (e.g. présence d'une cuticule) pourraient influencer le succès d'adhésion et de germination de la spore sur son substrat (Dang *et al.* 2007 ; Kearns et Bärlocher 2008). De même, la présence de composés inhibiteurs pourrait ralentir la

colonisation de la litière par certaines espèces (Chauvet *et al.* 1997 ; Gulis 2001). Ainsi, la présence au sein du pool régional d'espèces plus ou moins résistantes à ces facteurs, et donc plus compétitives pour la colonisation de ces substrats, entraînerait une augmentation de leur proportion relative sur ces litières et une altération de la composition des communautés à l'échelle locale.

Du fait de ces différences entre substrats, la diversité des litières à l'échelle du cours d'eau permet le maintien d'une variété d'espèces d'hyphomycètes aquatiques (Laitung et Chauvet 2005). A l'échelle du paquet de litière il a été montré que la diversité des espèces de litières pouvait altérer la structure et la composition des communautés fongiques associées à différents types de substrats (Kominoski *et al.* 2008) (Chapitre 2). En effet, la présence au sein d'un paquet de litière d'une espèce de litière présentant une communauté fongique particulière (et donc un pool de conidies produit par cette communauté) devrait favoriser la colonisation des litières environnantes par les différentes espèces fongiques constituant cette communauté. On pourrait donc s'attendre à une homogénéisation des communautés associées à différents types de substrats au sein des mélanges de litières. Au contraire, les résultats de l'expérience présentée en chapitre 2 montrent le résultat inverse. Les communautés fongiques associées au chêne montrent une augmentation de la proportion des espèces dominantes lorsque le chêne est mélangé au bouleau. Ces résultats suggèrent que d'autres mécanismes peuvent avoir lieu. Par exemple, un lessivage de nutriments limitant les communautés fongiques associées au chêne pourrait avoir stimulé ces espèces, les rendant davantage compétitives et empêchant la colonisation par les espèces associées au bouleau.

Du fait que les macroinvertébrés détritivores présentent des préférences alimentaires pour le mycelium de certaines espèces fongiques (Arsuffi et Suberkropp 1984 ; Graça *et al.* 1994), et sont capables de sélectionner les zones foliaires qu'elles ont colonisé (Arsuffi et Suberkropp 1985), on pourrait s'attendre à ce que l'activité des macroinvertébrés détritivores modifie la structure des communautés fongiques associées aux litières (Bärlocher 1980 ; Rossi 1985) (Figure 9.2). Toutefois, l'expérience présentée en chapitre 4 ainsi que certaines données de la littérature donnent peu de poids à ce mécanisme (Howe et Suberkropp 1994 ; Ferreira et Graça 2006). Il est possible que l'influence des macroinvertébrés sur la structuration des communautés fongiques soit, dans certaines conditions, négligeable en comparaison à d'autres facteurs tels que la qualité du substrat et la compétition interspécifique entre différentes espèces fongiques. De plus, du fait que différentes espèces de macroinvertébrés présentent des préférences fongiques contrastées (Arsuffi et Suberkropp 1989), la

consommation des litières par une communauté de macroinvertébrés diversifiée pourrait confondre cet effet par la consommation sélective d'un grand nombre d'espèces d'hyphomycètes.

Au contraire des champignons, la dispersion des macroinvertébrés au sein du milieu est active. Ainsi, les macroinvertébrés semblent capables de discriminer les litières d'après leur qualité nutritive, et coloniser préférentiellement les paquets de litières contenant des espèces labiles (Graça 2001) (Figure 9.3 ; Chapitre 1). De même les paquets de litière contenant de l'aulne (mélangé à du chêne ou non) ont été colonisés par une plus grande variété d'espèces de macroinvertébrés décomposeurs d'après les résultats présentés en annexe. De fait, une composition particulière (*e.g.* présence d'espèces labiles) des paquets de litières favoriserait la diversité et la densité des macroinvertébrés détritivores (Kominoski et Pringle 2009), un paquet de litière diversifié ayant une probabilité plus forte de contenir une proportion élevée d'espèces labiles.

Finalement à l'instar des communautés d'hyphomycètes aquatiques, les communautés de macroinvertébrés détritivores peuvent être altérées par l'activité de leurs consommateurs (prédateurs) (Sih *et al.* 1985) (Figure 9.4). En effet l'exclusion des invertébrés de grande taille (Chapitre 1) a eu comme résultat une densité accrue d'individus de petite taille, bénéficiant ainsi d'un environnement libre de prédateurs (et de compétiteurs de plus grande taille). La présence d'un prédateur peut par différents mécanismes modifier la diversité des macroinvertébrés. Une sélectivité alimentaire de la part du prédateur sur une espèce donnée peut par exemple favoriser les autres espèces de la communauté. Certaines espèces capables de détecter la présence du prédateur peuvent également adopter des comportements d'évitement (fuite, dérive) (Sih *et al.* 1985 ; Sih et Wooster 1994 ; Wooster et Sih 1995) modifiant ainsi la composition en espèces de la communauté.

Les communautés associées aux litières d'aulne dans l'expérience présentée en annexe sont modifiées en termes de composition en présence d'un prédateur par le biais d'une consommation directe. Il est intéressant de noter que cette modification ne concerne pas les paquets de litières de chêne ou mélangées. Ces résultats suggèrent que la structure physique du milieu peut modifier l'influence de la prédation sur les communautés de détritivores, les litières réfractaires que constitue le chêne générant en effet un habitat structuré propice à l'évitement de la prédation (Figure 9.5).

1.2 Conséquences sur le processus de décomposition

Les altérations de la structure et de la composition des communautés, quelle qu'en soit l'origine, peuvent avoir des conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème, et notamment sur la décomposition des litières. Par exemple, certaines espèces de litières se décomposent plus rapidement lorsque placées au sein d'un paquet de litière diverse que dans un contexte monospécifique (Swan et Palmer 2004 ; Lecerf *et al.* 2005 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009). Les mélanges de litières peuvent en effet constituer une ressource diverse de nutriments pour les macroinvertébrés, permettant d'améliorer leur performance individuelle (Rapport 1980 ; Swan et Palmer 2006) (Figure 9.6). Toutefois cet effet semblerait plutôt dû à la composition des paquets de litières plutôt qu'à leur diversité en tant que telle. Les macroinvertébrés détritivores colonisent préférentiellement des paquets de litières contenant des espèces labiles. Etant capables de discriminer entre des litières de qualité différente (Graça 2001), ils focalisent leur activité sur les espèces labiles au sein de ce mélange, accélérant alors leur décomposition (Swan et Palmer 2006) (Figure 9.7 ; Chapitre 1). La présence de litières réfractaires peut également favoriser la décomposition des espèces labiles par un effet structurant sur l'habitat. Les macroinvertébrés peuvent en effet bénéficier d'un habitat durable dans le temps, propice à l'évitement des prédateurs (Annexe) et à la construction de fourreaux (*e.g.* trichoptères à fourreaux végétal) (Kochi et Kagaya 2005 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009) (Figure 9.5) leur permettant d'augmenter le temps qu'ils consacrent à se nourrir. Ces divers mécanismes ont été corroborés par l'utilisation d'une approche fonctionnelle ayant permis de démontrer que les effets de mélanges de litières sur la décomposition étaient d'avantage liés à des mélanges hétérogènes (*i.e.*, constitués d'un mélange d'espèces labiles et réfractaires) (Lecerf *et al.* in press).

Les résultats présentés en chapitre 2 suggèrent qu'une altération secondaire de la diversité et de l'activité fongique peut entraîner de tels patterns par le biais de leur interaction avec les macroinvertébrés. En effet une altération de la diversité fongique, si elle n'entraîne pas nécessairement d'altération de la décomposition en tant que telle (Dang *et al.* 2005) (Figure 9.8), peut modifier les taux de consommation par les invertébrés (Lecerf *et al.* 2005) (Figure 9.9) ou la biomasse mycélienne totale (Duarte *et al.* 2006). Ils seraient ainsi complémentaires en tant que ressource mais pas en tant que décomposeurs, et pourraient constituer une ressource diverse de nutriments pour les macroinvertébrés, ou encore altérer les propriétés physico chimiques de la litière par l'utilisation d'enzymes complémentaires (Bärlocher et

Corkum 2003). Ces résultats suggèrent également qu'un lessivage de composés solubles (*e.g.*, polyphénols, vitamines, nutriments) pourraient jouer un rôle en altérant (augmentation ou diminution) les taux de décomposition des mélanges (Schimel *et al.* 1998 ; Schimel et Hättenschwiler 2007).

Finalement, la diversité des macroinvertébrés influence également la décomposition. Une complémentarité des niches a souvent été évoquée pour expliquer une augmentation des performances individuelles au sein de communautés diverses (Jonsson et Malmqvist 2000 ; McKie *et al.* 2008) (Figure 9.10). L'hypothèse de complémentarité des niches repose sur une utilisation différente de la ressource et implique un réseau d'interactions compétitives qui serait moins intense entre deux individus d'une espèce différente que pour deux individus de la même espèce (Hooper 1998 ; Jonsson et Malmqvist 2000). Les résultats présentés en chapitre 3 suggèrent que cette complémentarité d'utilisation de la ressource pourrait impliquer les hyphomycètes aquatiques. L'ensemble des études menées antérieurement sur l'effet de la diversité des macroinvertébrés détritivores, ayant conclu sur la complémentarité entre espèces, a en effet été mené sur des litières inoculées naturellement et présentant donc *a priori* des communautés fongiques diversifiées. Par contre, dans les résultats présentés en chapitre 3, une augmentation des performances des macroinvertébrés détritivores n'a été observée que dans les traitements présentant une communauté fongique riche en espèces, suggérant qu'une telle complémentarité ne peut avoir lieu si la diversité de la ressource est faible. Ainsi une communauté fongique diverse pourrait, pour un ensemble de macroinvertébrés détritivores présentant des préférences fongiques contrastées, constituer la base d'un partitionnement entre espèces dans l'utilisation de la ressource (Figure 9.11).

Au cours de ce même chapitre, nous avons utilisé un design substitutif qui considère que l'extinction d'une espèce peut être compensée par une densité accrue des espèces restantes (*i.e.*, la densité reste constante entre différents traitements). En effet, les données de la littérature suggèrent que la disparition d'une espèce, en laissant vacante une niche écologique, peut entraîner une augmentation de la densité d'autres espèces adaptées à cette niche du fait de la disparition des compétiteurs (Figure 9.12). Les résultats du chapitre 1 et 2, où nous avons observé une augmentation de la densité de *Micrasema* et de certaines espèces fongiques (*e.g.*, *Clavariopsis aquatica*, *Tricladium chaetocladium*) concomitantes à une diminution de la diversité, suggèrent en effet que de tels mécanismes peuvent se produire dans la nature. Dans un scénario de design additif (les individus perdus ne sont pas 'remplacés'), on pourrait s'attendre à une compétition interspécifique moindre au sein des traitements monospécifiques.

Il pourrait en résulter une diminution des performances globales de la communauté dans les traitements monospécifiques (due à la diminution de la densité d'individus), mais à une augmentation des performances individuelles (LPE) au sein de ces mêmes traitements (voir Bruno *et al.* (2008) pour une comparaison entre design substitutif et additif).

Finalement, l'ensemble de ces relations peut être modulée par la présence d'un prédateur qui peut, par liens trophiques (diminution de la densité de macroinvertébrés) ou non-trophiques (induction d'une altération du comportement des proies), modifier à la fois les communautés de proies (Figure 9.5) et la relation entre leur diversité et le fonctionnement de l'écosystème (Chapitre 3 ; Annexe) (Mulder *et al.* 1999 ; Holt et Loreau 2002). La présence d'un prédateur peut en effet altérer différemment le comportement et l'activité des différentes espèces de proies (Figure 9.13). Ainsi la présence au sein de la communauté d'espèces plus ou moins sensibles à la prédation pourrait entraîner une altération des interactions compétitives interspécifiques, donc du partitionnement de la ressource et des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. Dans le chapitre 3, nous avons conclu que la présence d'un prédateur favorisait le partitionnement entre espèces (Figure 9.14). Cette réponse toutefois n'est vraisemblablement pas universelle et dépend de la composition en espèces de la communauté de macroinvertébrés ainsi que de l'identité du prédateur. Dans la nature, les macroinvertébrés détritivores sont confrontés à la co-existence d'un grand nombre de prédateurs de nature variée, ce qui pourrait également avoir une influence importante sur le processus de décomposition des litières. En effet, différentes espèces de prédateurs peuvent avoir des stratégies de chasse et des préférences alimentaires différentes, menant à une efficacité de prédation augmentée et une diminution d'autant plus importante de la densité et la diversité des populations de proies. Au contraire, une prédation intra-gilde importante ou la présence d'un top-prédateur pourrait diminuer la pression de prédation sur les populations de macroinvertébrés et permettre le maintien du processus de décomposition.

1.4 Bilan sur les relations entre biodiversité et décomposition en cours d'eau de tête de bassin.

Une altération de la diversité à n'importe quel niveau trophique peut donc avoir des répercussions sur le fonctionnement par le biais de divers mécanismes. Elle peut (1) entraîner des extinctions en cascade qui se répercutent sur l'ensemble du réseau trophique, (2) avoir une

répercussion directe sur les performances des organismes au niveau trophique concerné par l'extinction, et (3) modifier les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes aux niveaux trophiques adjacents par d'autres mécanismes (comportementaux par exemple).

Plus que la diversité en tant que telle, l'identité des espèces présentes joue un rôle déterminant dans le processus de décomposition des litières. Elle va déterminer la nature et l'intensité des interactions inter et intra-spécifiques au sein du réseau trophique sur lesquelles reposent les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. En particulier dans le cas des mélanges de litières, la présence d'une seule espèce de litière peut engendrer une altération des communautés de détritivores et de la décomposition au niveau du paquet de litière. De ce fait, les conséquences de l'extinction d'une espèce restent probablement imprévisibles, pouvant avoir un effet positif, négatif ou nul sur l'efficacité de la décomposition selon la nature des interactions que cette espèce établit avec les autres organismes occupant l'écosystème.

Toutefois, dans le cas des consommateurs (hyphomycètes aquatiques et macroinvertébrés détritivores), un effet direct et positif de la diversité a été établi, suggérant un certain niveau de complémentarité et/ou de facilitation entre les espèces. Ces mécanismes peuvent concerner par exemple un ensemble d'espèces d'hyphomycètes aquatiques utilisant un set d'enzymes complémentaires permettant une digestion plus complète des composés foliaires, de macroinvertébrés détritivores présentant une utilisation complémentaire de la ressource, ou encore une espèce fongique favorisant l'activité d'une espèce de macroinvertébrés en particulier. Une diminution de la diversité à ces deux niveaux trophiques aurait donc une influence négative sur le processus de décomposition, sans pour autant que l'on puisse en prédire l'amplitude. En effet, celle-ci dépendra encore une fois de la structure du réseau trophique et de l'identité des espèces concernées, impliquant leur degré de connexion au reste du réseau trophique (nombre de liens trophiques dans lesquels elle est impliquée).

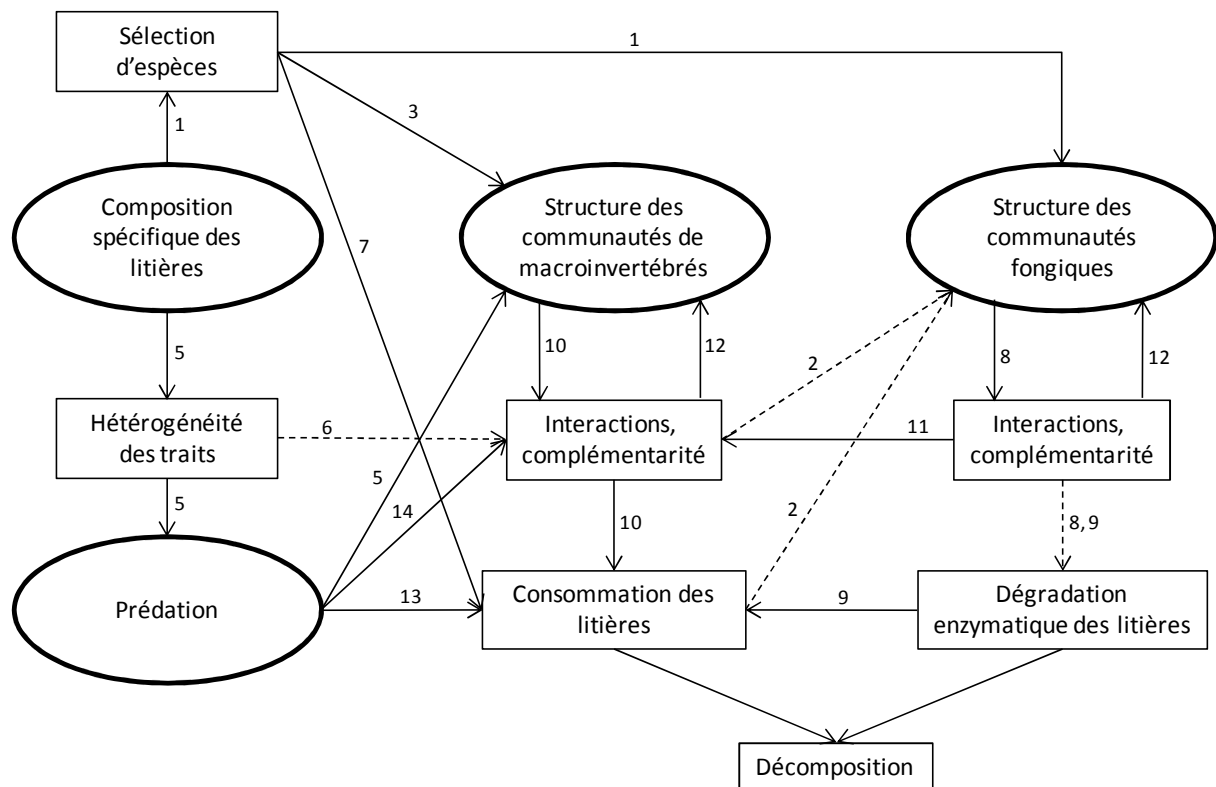


Figure 9 : Schéma conceptuel présenté en Introduction générale (figure 5) et adapté au vu des résultats de cette thèse pour une interprétation d'avantage mécanistique. Les facteurs abiotiques ne sont pas représentés pour plus de lisibilité, du fait qu'ils peuvent globalement influencer l'ensemble des nœuds. Les composantes biotiques sont représentées par des ellipses tandis que les mécanismes et processus par des rectangles. Les flèches pointillées représentent les liens suspectés d'après les données de la littérature mais non vérifiés (infirmés, non évalués ou impossibles à distinguer de liens indirects éprouvés) par mes propres résultats. Les flèches pleines sont les liens directement testés ou suggérés par mes résultats. Chaque lien est référencé par un numéro correspondant aux citations dans le texte de la conclusion. La décomposition ici est considérée comme résultant de l'addition de l'activité de consommation de la part des macroinvertébrés et de l'activité de dégradation enzymatique des litières.

2- Perspectives

2.1- Prendre en compte la complexité des écosystèmes

Il a souvent été reproché aux expériences portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes de manquer de réalisme, et ainsi de ne pas tenir compte des conditions réelles et de l'ensemble des facteurs pouvant influencer les résultats expérimentaux

(Loreau *et al.* 2001 ; Hooper *et al.* 2005 ; Hillebrand et Matthiessen 2009). Aussi, à la lumière des suggestions de la littérature et de mes propres résultats, je suggère plusieurs points qu'il serait pertinent d'aborder lors de prochaines expériences :

- Utiliser des communautés expérimentales plus réalistes, suivant un ordre pertinent d'extinctions ou d'altération des proportions relatives des espèces (« evenness »).

La prise en compte du contexte trophique dans les expériences portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes a été largement discutée au cours de cette thèse. Par contre, d'autres aspects non abordés auparavant méritent d'être soulevés ici. La plupart des études antérieures ont établi les assemblages de manière aléatoire ou en réalisant l'ensemble des combinaisons possibles parmi un pool d'espèces déterminé. Ces scénarios ne reflètent toutefois pas les schémas naturels d'extinctions qui suivent des séquences déterminées par les traits des organismes (Patterson et Atmar 2000 ; Tilman et Lehman 2001). Ainsi, plutôt que de choisir les combinaisons d'espèces de manière aléatoire, celles-ci peuvent être générées en considérant des extinctions suivant une séquence déterminée, établie sur la base d'observations sur le terrain et correspondant donc à une réalité écologique (Jonsson *et al.* 2002 ; Duffy *et al.* 2009), ce qui permet de s'affranchir du caractère imprévisible de la réponse de l'efficacité des processus face à une perte de biodiversité. Jonsson *et al.* (2002) par exemple ont simulé une extinction séquentielle de 3 espèces de macroinvertébrés détritivores observées suite à deux perturbations d'origine anthropique dans la littérature (acidification et pollution organique) qui a permis de conclure sur l'impact négatif de ces deux perturbations sur le processus de décomposition des litières. Ce type d'approche a été peu développé, constituant une lacune à notre capacité à prévoir et prévenir les conséquences des perturbations d'origine anthropique sur le fonctionnement des écosystèmes (Duffy *et al.* 2009). Toutefois l'utilisation de cette approche est freinée par l'entrave qu'elle constitue à la généralisation des résultats, puisque ceux-ci dépendent du type de perturbation envisagé, et de la composition initiale en espèce dans le système (Ruesink et Srivastava 2001).

Un autre aspect largement négligé au cours des études portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes est la distribution, ou proportion relative des espèces au sein des communautés (evenness) (Hillebrand *et al.* 2008). La plupart des expériences menées jusqu'alors n'ont en effet considéré que le nombre d'espèces en présence au sein de communauté équitables (Schwartz *et al.* 2000 ; Wardle 2002). Pourtant, les

communautés naturelles sont généralement dominées par un petit nombre d'espèces (Tokeshi 1999), et les perturbations anthropiques qui ont motivé les questionnements sur le rôle de la biodiversité altèrent encore davantage les proportions relatives de chaque espèce que leur nombre (e.g. Walker *et al.* 2006). De telles modifications dans la structure de la communauté ont pourtant de potentielles implications sur le fonctionnement de l'écosystème. En effet, l'altération de la proportion relative des espèces (1) altère les interactions inter et intra spécifiques (Hillebrand *et al.* 2008) (2) et la distribution des traits au sein de la communauté (Polley *et al.* 2003 ; Norberg 2004 ; Petchey et Gaston 2006) (3) et peut se manifester longtemps avant la diminution de la richesse spécifique (Chapin *et al.* 2000 ; Nijs et Roy 2000 ; Wilsey et Potvin 2000).

Les études ayant décrit les relations entre décomposition des litières et équitabilité à plusieurs niveaux trophiques (litières (e.g. King *et al.* 2002 ; Swan *et al.* 2009) et macroinvertébrés (e.g. Dangles et Malmqvist 2004 ; Boyero *et al.* 2007 ; McKie *et al.* 2008)) restent encore trop rares et présentent des résultats contradictoires qui laissent supposer une dépendance quant au contexte. Ainsi il conviendrait de développer cette approche qui pourrait constituer un outil intéressant pour l'identification des mécanismes responsables des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes et de sa dépendance quant au contexte environnemental tout en se plaçant dans des conditions plus réalistes.

- Prise en compte du contexte environnemental

Il a longtemps été reconnu que les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes varient en fonction du contexte environnemental (Johnson *et al.* 1996 ; Chapin III *et al.* 1998 ; Cardinale *et al.* 2000 ; Spehn *et al.* 2005).

Plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer la dépendance des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes quant au contexte : par exemple, une action directe de la variation (spatiale ou temporelle) des paramètres abiotiques sur les processus impliquant le métabolisme ou le comportement et l'activité des organismes impliqués dans le processus (Biles *et al.* 2003 ; Swan et Palmer 2004 ; Vaughn *et al.* 2007), ou des différences dans la structure des assemblages (McKie *et al.* 2008). En effet, la diversité et la composition des communautés, donc la distribution des traits fonctionnels, sont sous l'influence de l'ensemble des facteurs biotiques (compétition, prédation) et abiotiques du milieu (filtre

environnemental) (Keddy 1992 ; Diaz *et al.* 1998) qui varient dans le temps et l'espace dans les écosystèmes naturels. Ces facteurs sont susceptibles d'altérer l'intensité et la distribution des interactions interspécifiques générant les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (facilitation, complémentarité, effet de sélection) (Biles *et al.* 2003 ; Vinebrooke *et al.* 2004). Finalement, l'ensemble des perturbations subies par un système constituent également un contexte dans lequel la distribution et la diversité des organismes ainsi que la relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes peuvent être altérées (Mulder *et al.* 2001 ; Cardinale et Palmer 2002 ; Bärlocher et Corkum 2003).

En particulier, dans un contexte de changement global, les communautés naturelles sont soumises à de multiples perturbations agissant de manière concomitante (Sala *et al.* 2000 ; Schindler 2001). L'effet combiné de différents facteurs de stress peut affecter le maintien des espèces, la diversité des communautés et les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes de multiples manières (Folt *et al.* 1999 ; Vinebrooke *et al.* 2004). Plusieurs types de réponses ont été décrites allant d'effets purement additifs (l'effet de la combinaison est égale à la somme des effets des deux perturbations) (Zavaleta *et al.* 2003), à des effet synergique (les effets sont plus importants que la somme des effets des deux perturbations) (Christensen *et al.* 2006 ; Doroszuk *et al.* 2007) ou antagonistes (une perturbation compense les effets de l'autre) (Reich 2009). Par exemple les conséquences d'un réchauffement climatique, constituant un stress pour certaines espèces, pourrait avoir un effet synergique avec une fragmentation de l'habitat rendant impossible la migration des individus vers d'autres habitats (Brook *et al.* 2008), constituant un effet synergique. Au contraire, une perturbation pourrait, en éliminant une espèce, favoriser ses compétiteurs tolérants, les rendant plus aptes à résister à une perturbation additionnelle (Vinebrooke *et al.* 2004).

Le maintien des processus de l'écosystème face à des stressseurs multiples dépend donc en partie de la tolérance des espèces constituant la communauté (Vinebrooke *et al.* 2004), mais également des conséquences de la disparition des espèces sensibles sur le réseau d'interactions unissant les espèces résistantes. Le manque de compréhension de tels impacts sur le fonctionnement des écosystèmes, et en particulier sur la décomposition des litières où ils ont reçu peu de considération (McKie *et al.* 2009) constituent une limite à notre compréhension des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Srivastava et Vellend 2005).

Une piste de recherche intéressante serait ainsi de multiplier les expérimentations dans divers types écosystèmes, contextes climatiques et écologiques suivant un protocole standard afin d'établir quels facteurs favorisent l'apparition des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. Dans ce cadre, le projet Biocycle a pour principal objectif l'évaluation des relations entre biodiversité des litières et décomposition, mesurées dans deux types d'écosystèmes (terrestre et aquatique), dans différentes conditions climatiques (gradient de latitude) et dans différents contextes trophiques (exclusion expérimentale des macroinvertébrés détritivores). Seuls des projets collaboratifs de cette envergure permettent aujourd'hui de tester des hypothèses qui se complexifient au fur et à mesure de la progression de notre compréhension des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes.

2.2- Identifier les mécanismes

Prédire les conséquences d'une altération des cours d'eau de tête de bassin, et a fortiori de la biodiversité dans divers contextes sur les processus écologiques nécessite une meilleure compréhension des mécanismes qui structurent les communautés et génèrent de tels effets dans ces écosystèmes. Nous avons discuté le fait que les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes impliquaient des interactions complexes au sein du réseau trophique. Ainsi une description de ces interactions, au sein d'un groupe trophique et entre différents groupes trophiques permettrait une meilleure interprétation des résultats observés lors d'expérimentations. Dans le cas des hyphomycètes aquatiques par exemple, si l'impact de divers facteurs abiotiques (Raviraja *et al.* 1998 ; Gulis et Suberkropp 2004 ; Lecerf et Chauvet 2008) ou encore les effets de l'activité de différentes espèces fongiques sur la décomposition et les performances des macroinvertébrés détritivores ont été décrits (Suberkropp *et al.* 1983), les mécanismes structurant les communautés, et en particulier les interactions entre espèces ont été peu abordées (voir Treton *et al.* 2004).

Finalement, l'utilisation d'une approche basée sur les traits fonctionnels, récemment développée pour l'étude des effets de la diversité des litières permet de s'affranchir de l'identité des espèces et semble prometteuse (Epps *et al.* 2007 ; Meier et Bowman 2008 ; Lecerf *et al.* in press). Par exemple, Lecerf *et al.* (in press) en utilisant une mesure de la diversité fonctionnelle (Mason *et al.* 2005 ; Villéger *et al.* 2008) ont déterminé que les effets de mélanges des litières sur la décomposition apparaissaient d'avantage lorsque des litières

contrastées étaient utilisées, apportant ainsi une information importante pour l'interprétation de tels effets et démontrant que les effets de diversité des litières étaient plus prédictibles que considéré auparavant. En effet le fonctionnement d'un écosystème est d'avantage gouverné par les traits fonctionnels des individus et leur distribution que par leur identité taxonomique, qui ne sont pas nécessairement corrélés (Naeem et Wright 2003). La distribution des traits fonctionnels au sein des communautés seraient ainsi un meilleur prédicteur des propriétés de l'écosystème que la diversité taxonomique (Epps *et al.* 2007) et devrait être plus systématiquement mesurée, y compris pour les consommateurs (champignons et macroinvertébrés) pour l'étude des relations entre biodiversité et décomposition (Gessner *et al.* 2010). S'affranchir de la diversité taxonomique offre un pouvoir d'extrapolation des résultats supérieur (Naeem et Wright 2003) puisque ceux-ci s'appliquent à n'importe quelles conditions environnementales, y compris lorsque leurs communautés sont contrastées en termes de diversité taxonomique.

BIBLIOGRAPHIE

- Aarssen, L. W. (1997). High productivity in grassland ecosystems: affected by species diversity or productive species? *Oikos* **80**: 183-184.
- Abelho, M., C. Cressa and M. A. S. Graça (2005). Microbial biomass, respiration, and decomposition of *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) leaves in a tropical stream. *Biotropica* **37**(3): 397-402.
- Åbjörnsson, K., J. Dahl, P. Nyström and C. Brönmark (2000). Influence of predator and dietary chemical cues on the behaviour and shredding efficiency of *Gammarus pulex*. *Aquatic Ecology* **34**: 379-387.
- Aerts, R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos* **79**: 439-449.
- Allen, A. P., J. H. Brown and J. F. Gillooly (2002). Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule *Science* **297**: 1545.
- Arnolds, E. J. M. (2007). Biogeography and conservation. Environmental and Microbial Relationships, 2nd Edition The Mycota IV. C. P. Kubicek and I. S. Druzhinina. Berlin, Springer-Verlag: 105-124.
- Arsuffi, L. and K. Suberkropp (1988). Effects of fungal mycelia and enzymatically degraded leaves on feeding and performance of caddisfly (Trichoptera) larvae. *Journal of the North American Benthological Society* **7**(3): 205-211.
- Arsuffi, T. L. and K. Suberkropp (1984). Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: Interspecific differences and influence on shredder feeding preferences. *Oikos* **42**(2): 144-154.
- Arsuffi, T. L. and K. Suberkropp (1985). Selective feeding by stream caddisfly (Trichoptera) detritivores on leaves with fungal-colonized patches. *Oikos* **45**(1): 50-58.
- Arsuffi, T. L. and K. Suberkropp (1986). Growth of two stream caddisflies (Trichoptera) on leaves colonized by different fungal species. *Journal of the North American Benthological Society* **5**(4): 297-305.
- Arsuffi, T. L. and K. Suberkropp (1989). Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: comparison of macroinvertebrate taxa. *Oecologia* **79**: 30-37.
- Aubert, J. (1959). Plecoptera. Lausanne.
- Baldy, V., E. Chauvet, J.-Y. Charcosset and M. O. Gessner (2002). Microbial dynamics associated with leaves decomposing in the mainstem and floodplain pond of a large river. *Aquatic Microbial Ecology* **28**(1): 25-36.
- Baldy, V., M. O. Gessner and E. Chauvet (1995). Bacteria, fungi and the breakdown of leaf litter in a large river. *Oikos* **74**(1): 93-102.
- Ball, B. A., M. D. Hunter, J. S. Kominoski, C. M. Swan and M. A. Bradford (2008). Consequences of non-random species loss for decomposition dynamics: experimental evidence for additive and non-additive effects. *Journal of Ecology* **96**: 303-313.
- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J.-S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli and B. Schmid (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* **9**: 1146-1156.
- Banks, J. L., J. Li and A. T. Herlihy (2007). Influence of clearcut logging, flow duration, and season on emergent aquatic insects in headwater streams of the Central Oregon coast range. *Journal of the North American Benthological Society* **26**(4): 620-632.
- Bärlocher, F. (1980). Leaf-eating invertebrates as competitors of aquatic hyphomycetes. *Oecologia* **47**(3): 303-306.
- Bärlocher, F. (1997). Pitfalls of traditional techniques when studying decomposition of vascular plant remains in aquatic habitats. *Limnetica* **13**: 1-11.

- Bärlocher, F. (2005). Leaf mass loss estimated by litter bag technique. Methods to study litter decomposition - A practical guide. M. A. S. Graça, F. Bärlocher and M. O. Gessner, Springer Netherlands.
- Bärlocher, F. (2005). Sporulation of aquatic hyphomycetes. Methods to study litter decomposition - A practical guide. M. A. S. Graça, F. Bärlocher and M. O. Gessner.
- Bärlocher, F. (2007). Molecular approaches applied to aquatic hyphomycetes. *Fungal Biology Reviews* **21**: 19-24.
- Bärlocher, F. and M. Corkum (2003). Nutrient enrichment overwhelms diversity effects in leaf decomposition by stream fungi. *Oikos* **101**: 247-252.
- Bärlocher, F. and M. A. S. Graça (2002). Exotic riparian vegetation lowers fungal diversity but not leaf decomposition in Portuguese streams. *Freshwater Biology* **47**: 1123-1135.
- Bärlocher, F. and B. Kendrick (1973). Fungi in the diet of Gammarus pseudolimnaeus (Amphipoda). *Oikos* **24**(2): 295-300.
- Bärlocher, F. and B. Kendrick (1975). Assimilation efficiency of Gammarus pseudolimnaeus (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves. *Oikos* **26**(1): 55-59.
- Bärlocher, F. and B. Kendrick (1975). Leaf-conditioning by micro-organisms. *Oecologia* **20**(4): 359-362.
- Barrett, S. (2003). Environment and statecraft: the strategy of environmental treaty-making. New York, Oxford University Press.
- Bastian, M., R. G. Pearson and L. Boyero (2008). Effects of diversity loss on ecosystem function across trophic levels and ecosystems: A test in a detritus-based tropical food web. *Austral Ecology* **33**: 301-306.
- Baudouin, J.-M., F. Guérol, V. Felten, E. Chauvet, P. Wagner and P. Rousselle (2008). Elevated aluminium concentration in acidified headwater streams lowers aquatic hyphomycete diversity and impairs leaf-litter breakdown. *Microbial Ecology* **56**: 260-269.
- Benfield, E. F. (1997). Comparison of litterfall input to streams. *Journal of the North American Benthological Society* **16**(1): 104-108.
- Bernays, E. A., K. L. Bright, N. Gonzalez and J. Angel (1994). Dietary mixing in a generalist herbivore: Tests of two hypotheses. *Ecology* **75**(7): 1997-2006.
- Biles, C. L., M. Solan, I. Isaksson, D. M. Paterson, C. Emes and D. G. Raffaelli (2003). Flow modifies the effect of biodiversity on ecosystem functioning: an in situ study of estuarine sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **285-286**: 165-177.
- Borrett, S. R., S. J. Whipple and B. C. Patten (2010). Rapid development of indirect effects in ecological networks. *Oikos* **119**: 1136-1148.
- Boulton, A. J. (2008). Are tropical streams ecologically different from temperate streams? Tropical Stream Ecology. D. Dudgeon. San Diego, Academic Press: 257-284.
- Boulton, A. J. and P. I. Boon (1991). A review of methodology used to measure leaf litter decomposition in lotic environments: time to turn over an old leaf? *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **42**: 1-43.
- Boyero, L., R. G. Pearson and M. Bastian (2007). How biological diversity influences ecosystem function: a test with a tropical stream detritivore guild. *Ecological Research* **22**: 551-558.
- Boyero, L., P. A. Rincón and R. G. Pearson (2008). Effects of a predatory fish on a tropical detritus-based food web. *Ecological Research* **23**: 649-655.
- Brook, B. W., N. S. Sodhi and C. J. A. Bradshaw (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* **23**: 453-460.
- Brown, J. H., S. K. M. Ernest, J. M. Parody and J. P. Haskell (2001). Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments. *Oecologia* **126**: 321-332.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage and G. B. West (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* **85**: 1771-1789.
- Bruno, J. F., K. E. Boyer, J. E. Duffy and S. C. Lee (2008). Relative and interactive effects of plant and grazer richness in a benthic marine community. *Ecology* **89**(9): 2518-2528.

- Bruno, J. F. and M. I. O'Connor (2005). Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecology Letters* **8**: 1048-1056.
- Bunker, D. E., F. DeClerck, J. C. Bradford, R. K. Colwell, I. Perfecto, O. L. Phillips, M. Sankaran and S. Naeem (2005). Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science* **310**: 1029.
- Byrnes, J., J. J. Stachowicz, K. M. Hultgren, A. R. Hughes, S. V. Olyarnik and C. S. Thornbert (2006). Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour. *Ecology Letters* **9**: 61-71.
- Cadish, G. and K. E. Giller (1997). Driven by nature: plant litter quality and decomposition. Wallingford, CAB International.
- Cardinale, B. J., J. E. Duffy, D. S. Srivastava, M. Loreau, M. Thomas and M. Emmerson (2009). Towards a food web perspective on biodiversity and ecosystem functioning. Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective. S. Naeem, D. Bunker, A. Hector, M. Loreau and C. Perrings, Oxford University Press: 105-120.
- Cardinale, B. J., K. Nelson and M. A. Palmer (2000). Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos* **91**(1): 175-183.
- Cardinale, B. J. and M. A. Palmer (2002). Disturbance moderates biodiversity-ecosystem function relationships: experimental evidence from caddisflies in stream mesocosms. *Ecology* **83**(7): 1915-1927.
- Cardinale, B. J., D. S. Srivastava, J. E. Duffy, J. P. Wright, A. L. Downing, M. Sankaran and C. Jouseau (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* **443**: 989-992.
- Cargill, A. S., K. W. Cummins, B. J. Hanson and R. R. Lowry (1985). The role of lipids, fungi, and temperature in the nutrition of a shredder caddisfly, *Clistoronia magnifica*. *Freshwater Invertebrate Biology* **4**(2): 64-78.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell and J. R. Hodgson (1985). Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* **35**: 634-639.
- Case, T. J. and M. E. Gilpin (1974). Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **71**(8): 3073-3077.
- Chamier, A. C. and P. A. Dixon (1982). Pectinases in leaf degradation by aquatic hyphomycetes: the enzymes and leaf maceration *Journal of General Microbiology* **128**: 2469-2483.
- Chapin, F. S. I., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack and S. Díaz (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**: 234-242.
- Chapin III, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. Hobbie, M. C. Mack and S. Diaz (1998). Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**: 234-242.
- Chase, J. M. (2000). Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? *Trends in Ecology & Evolution* **15**: 408-412.
- Chauvet, E. (1991). Aquatic hyphomycete distribution in south-western France. *Journal of Biogeography* **18**(6): 699-706.
- Chauvet, E., E. Fabre, A. Elosegui and J. Pozo (1997). The impact of eucalypt on the leaf-associated aquatic hyphomycetes in Spanish streams. *Canadian Journal of Botany* **75**: 880-887.
- Cheshire, K., L. Boyero and R. G. Pearson (2005). Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshwater Biology* **50**: 748-769.
- Chivers, D. P. and R. J. F. Smith (1998). Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: A review and prospectus. *Ecoscience* **5**(3): 338-352.
- Christensen, M. R., M. D. Graham, R. D. Vinebrooke, D. L. Findlay, M. J. Paterson and M. A. Turner (2006). Multiple anthropogenic stressors cause ecological surprises in boreal lakes. *Global Change Biology* **12**: 2316-2322.
- Christensen, N. L., A. M. Bartuska, J. H. Brown, S. Carpenter, C. D'Antonio, R. Francis, J. F. Franklin, J. A. MacMahon, R. F. Noss, D. J. Parsons, C. H. Peterson, M. G. Turner and R. G. Woodmansee

- (1996). The report of the Ecological Society of America Committee on the scientific basis for ecosystem management. *Ecological Applications* **6**: 665-691.
- Chung, K., J. B. Wallace and J. W. Grubaugh (1993). The impact of insecticide treatment on abundance, biomass and production of litterbag fauna in a headwater stream: A study of pretreatment, treatment and recovery. *Limnologia* **28**: 93-106.
- Chung, N. and K. Suberkropp (2008). Influence of shredder feeding and nutrients on fungal activity and community structure in headwater streams. *Archiv fur Hydrobiologie* **173**: 35-46.
- Cobo, F. (2005). Maintenance of shredders in the laboratory. Methods to study litter decomposition - A practical guide. M. A. S. Graça, F. Bärlocher and M. O. Gessner.
- Coffman, W. P. and C. L. de la Rosa (1998). Taxonomic composition and temporal organization of tropical and temperate species assemblages of lotic chironomidae. *Journal of the Kansas Entomological Society* **71**(4): 388-406.
- Coley, P. D. and J. A. Barone (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 305-335.
- Colwell, R. K. and D. C. Lees (2000). The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution* **15**(2): 70-76.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton and M. van den Belt (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**.
- Couteaux, M. M., P. Bottner and B. Berg (1995). Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution* **10**(2): 63-66.
- Covich, A. P. (1988). Geographical and historical comparisons of neotropical streams: Biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of the North American Benthological Society* **7**(4): 361-386.
- Crowl, T. A., W. H. McDowell, A. P. Covich and S. L. Johnson (2001). Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream. *Ecology* **82**(3): 775-783.
- Cuffney, T. F., J. B. Wallace and G. J. Lugthart (1990). Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology* **23**: 281-299.
- Cummins, K. W. (1974). Structure and function of streams ecosystems. *American Institute of Biological Sciences* **24**: 631-641.
- Cummins, K. W. (1975). Ecology of running waters, theory and practice. The Sandusky River Basin Symposium, Windsor, Ontario, U. S Government Printing Office.
- Cummins, K. W. and J. L. Klug (1979). Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**: 147-172.
- Cummins, K. W., M. A. Wilzbach, D. M. Gates, J. B. Perry and W. B. Taliaferro (1989). Shredders and riparian vegetation. *Bioscience* **39**: 24-30.
- Dang, C. K., E. Chauvet and M. O. Gessner (2005). Magnitude and variability of process rates in fungal diversity-litter decomposition relationships. *Ecology Letters* **8**: 1129-1137.
- Dang, C. K., M. O. Gessner and E. Chauvet (2007). Influence of conidial traits and leaf structure on attachment success of aquatic hyphomycetes on leaf litter. *Mycologia* **99**(1): 24-32.
- Dangles, O. and B. Malmqvist (2004). Species richness-decomposition relationships depend on species dominance. *Ecology Letters* **7**: 395-402.
- Darwin, C. R. (1859). On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London.
- Darwin, C. R. and A. R. Wallace (1858). On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *Proceedings of the Linnean Society of London* **3**: 45.
- Descals, E. (2005). Techniques for handling ingoldian fungi. Methods to study litter decomposition - A practical guide. M. A. S. Graça, F. Bärlocher and M. O. Gessner.
- Diaz, S., M. Cabido and F. Casanoves (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **9**: 113-122.

- Díaz, S., D. Tilman, J. E. Fargione, F. S. Chapin III, R. Dirzo, T. Kitzberger, B. Gemmill, M. Zobel, M. Vilà, C. Mitchell, A. Wilby, G. C. Daily, M. Galetti, W. F. Laurance, J. Pretty, R. Naylor, A. Power, D. Harvell, S. Potts, C. Kremen, T. Griswold and C. Eardley (2005). Biodiversity regulation of ecosystem services. Ecosystems and human well-being - Current status and trends. R. M. Hassan, R. Scholes and N. Ash, Island Press. **1**: 917.
- Diehl, S. (1992). Fish predation and benthic community structure: The role of omnivory and habitat complexity. *Ecology* **73**: 1646-1661.
- Dobson, M., A. Magana, J. M. Mathooko and F. K. Ndegwa (2002). Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology* **47**: 909-919.
- Doroszuk, A., E. Te Brake, D. Crespo-Gonzalez and J. E. Kammenga (2007). Response of secondary production and its components to multiple stressors in nematode field populations. *Journal of Applied Ecology* **44**: 446-455.
- Douglass, J. G., J. E. Duffy and J. F. Bruno (2008). Herbivore and predator diversity interactively affect ecosystem properties in an experimental marine community. *Ecology Letters* **11**: 598-608.
- Downing, A. L. and M. A. Leibold (2002). Ecosystem consequences of species richness and composition in pond food webs. *Nature* **416**: 837-841.
- Duarte, S., C. Pascoal, F. Cássio and F. Bärlocher (2006). Aquatic hyphomycete diversity and identity affect leaf litter decomposition in microcosms. *Oecologia* **147**: 658-666.
- Duffy, E., D. S. Srivastava, J. McLaren, M. Sankaran, M. Solan, J. Griffin, M. Emmerson and K. E. Jones (2009). Forecasting decline in ecosystem services under realistic scenarios of extinction. Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective. S. Naeem, D. Bunker, A. Hector, M. Loreau and C. Perrings, Oxford University Press.
- Duffy, J. E. (2003). Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters* **6**: 680-687.
- Duffy, J. E., B. J. Cardinale, K. E. France, P. B. McIntyre, E. Thébault and M. Loreau (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* **10**(6): 522-538.
- Duffy, J. E., J. P. Richardson and K. E. France (2005). Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecology Letters* **8**: 301-309.
- Dyer, L. A. and D. Letourneau (2003). Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecology Letters* **6**: 60-68.
- Ellison, A. M., M. S. Bank, B. D. Clinton, E. A. Colburn, K. Elliott, C. R. Ford, D. R. Foster, B. D. Kloeppel, J. D. Knoepp, G. M. Lovett, J. Mohan, D. A. Orwig, N. L. Rodenhouse, W. V. Sobczak, K. A. Stinson, J. K. Stone, C. M. Swan, J. Thompson, B. Von Holle and J. R. Webster (2005). Loss of foundation species: Consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* **3**(9): 479-486.
- Emmerson, M. C., M. Solan, C. Emes, D. M. Paterson and D. Raffaelli (2001). Consistent patterns and the idiosyncratic effects of biodiversity in marine ecosystems. *Nature* **411**: 73-77.
- Engblom, E., P.-E. Lingdell, L. Marvanova and A. Müller-Haeckel (1986). Foam spora in running waters of southern Greenland. *Polar Research* **4**(1): 47-51.
- Engelhardt, K. A. M. and M. E. Ritchie (2001). Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature* **411**: 687-689.
- Enriquez, S., C. M. Duarte and K. Sand-Jensen (1993). Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia* **94**: 457-471.
- Epps, K. Y., M. B. Comerford, J. B. Reeves, W. P. Cropper and Q. R. Araujo (2007). Chemical diversity - highlighting a species richness and ecosystem function disconnect. *Oikos* **116**: 1831-1840.
- Fabre, E. (1998). Aquatic hyphomycetes in three rivers of southwestern France. I. Spatial and temporal changes in conidial concentration, species richness, and community diversity. *Canadian Journal of Botany* **76**: 99-106.

- Fargione, J. E., C. S. Brown and D. Tilman (2003). Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**: 8916-8920.
- Ferreira, V. and M. A. S. Graça (2006). Do invertebrate activity and current velocity affect fungal assemblage structure in leaves? *International Review of Hydrobiology* **91**(1): 1-14.
- Finke, D. L. and R. F. Denno (2005). Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters* **8**: 1299-1306.
- Fioretto, A., S. Papa, A. Pellegrino and A. Fuggi (2007). Decomposition dynamics of *Myrtus communis* and *Quercus ilex* leaf litter: Mass loss, microbial activity and quality change. *Applied Soil Ecology* **36**: 32-40.
- Flowers, R. W. (1991). Diversity of stream-living insects in northwestern Panama. *Journal of the North American Benthological Society* **10**(3): 322-334.
- Folt, C. L., C. Y. Chen, M. V. Moore and J. Burnaford (1999). Synergism and antagonism among multiple stressors. *Limnology and Oceanography* **44**: 864-877.
- Gallardo, A. and J. Merino (1993). Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of southwest Spain: Influence of substrate quality. *Ecology* **74**(1): 152-161.
- Gamfeldt, L., H. Hillebrand and A. Jonsson (2005). Species richness changes across two trophic levels simultaneously affect prey and consumer biomass. *Ecology Letters* **8**: 696-703.
- Gartner, T. B. and Z. G. Cardon (2004). Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* **104**: 230-246.
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature* **405**: 220-227.
- Gessner, M. O. (1997). Fungal biomass, production and sporulation associated with particulate organic matter in streams. *Limnetica* **13**(2): 33-44.
- Gessner, M. O. (2005). Ergosterol as a measure of fungal biomass. Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide. M. A. S. Graça, F. Bärlocher and M. O. Gessner, Springer: 189-196.
- Gessner, M. O., F. Bärlocher and E. Chauvet (2003). Qualitative and quantitative analyses of aquatic hyphomycetes in streams. Freshwater Mycology. C. K. M. Tsui and K. D. Hyde Hong Kong, Fungal Diversity Press: 127-157.
- Gessner, M. O., M. A. Bauchrowitz and M. Escautier (1991). Extraction and quantification of ergosterol as a measure of fungal biomass in leaf litter. *Microbial Ecology* **22**: 285-291.
- Gessner, M. O. and E. Chauvet (1993). Ergosterol-to-biomass conversion factors for aquatic hyphomycetes. *Applied and Environmental Microbiology* **59**(2): 502-507.
- Gessner, M. O. and E. Chauvet (1994). Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology* **75**(6): 1807-1817.
- Gessner, M. O. and E. Chauvet (2002). A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. *Ecological Applications* **12**(2): 498-510.
- Gessner, M. O., E. Chauvet and M. Dobson (1999). A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos* **85**(2): 377-384.
- Gessner, M. O., V. Gulis, K. A. Kuehn, E. Chauvet and K. Suberkropp (2007). Fungal decomposers of plant litter in aquatic ecosystems. The Mycota IV: Environmental and microbial relationships. C. P. Kubicek and I. S. Druzhinina. Berlin, Springer Verlag: 301-324.
- Gessner, M. O., P. Inchausti, L. Persson, D. G. Raffaelli and P. S. Giller (2004). Biodiversity effects on ecosystem functioning: insights from aquatic systems. *Oikos* **104**: 419-422.
- Gessner, M. O. and A. L. Schmitt (1996). Use of solid-phase extraction to determine ergosterol concentrations in plant tissue colonized by fungi. *Applied and Environmental Microbiology* **62**(2): 415-419.
- Gessner, M. O., C. M. Swan, C. K. Dang, B. G. McKie, R. D. Bardgett, D. H. Wall and S. Hättenschwiler (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution* **25**: 372-380.
- Gessner, M. O., M. Thomas, A. M. Jeanlouis and E. Chauvet (1993). Stable successional patterns of aquatic hyphomycetes on leaves decaying in a summer cool stream. *Mycological Research* **97**: 163-172.

- Gholz, H. L., D. A. Wedin, S. M. Smitherman, M. E. Harmon and W. J. Parton (2000). Long term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology* **6**: 751-765.
- Giller, P. S., H. Hillebrand, U. G. Berninger, M. O. Gessner, S. Hawkins, P. Inchausti, C. Inglis, H. Leslie, B. Malmqvist, M. T. Monaghan, P. J. Morin and G. O'Mullan (2004). Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* **104**: 423-436.
- Gillon, D., R. Joffre and A. Ibrahima (1994). Initial litter properties and decay rate: a microcosm experiment on Mediterranean species. *Canadian Journal of Botany* **72**: 946-954.
- Gleik, P. H. (1993). Water and conflict: Fresh water resources and international security. *International Security* **18**(1): 79-112.
- Goncalves, J. F., J. S. Franca, A. O. Medeiros, C. A. Rosa and M. Callisto (2006). Leaf breakdown in a tropical stream. *International Review of Hydrobiology* **91**(2): 164-177.
- Goncalves, J. F., M. A. S. Graça and M. Callisto (2006). Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and tropical Cerrado climates. *Journal of the North American Benthological Society* **25**(2): 344-355.
- Graça, M. A. S. (2001). The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams - A review. *International Review of Hydrobiology* **86**(4-5): 383-393.
- Graça, M. A. S. and M. Abelho (2005). Respirometry. Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide. M. A. S. Graça, F. Bärlocher and M. O. Gessner: 231-236.
- Graça, M. A. S., L. Maltby and P. Calow (1993). Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus* I: feeding strategies. *Oecologia* **93**: 139-144.
- Graça, M. A. S., L. Maltby and P. Calow (1993). Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus* II. Effects on growth, reproduction and physiology. *Oecologia* **96**: 304-309.
- Graça, M. A. S., L. Maltby and P. Calow (1994). Comparative ecology of *Gammarus pulex* (L.) and *Asellus aquaticus* (L.) II: fungal preferences. *Hydrobiologia* **281**: 163-170.
- Greig, H. S. and A. R. McIntosh (2006). Indirect effects of predatory trout on organic matter processing in detritus-based stream food webs. *Oikos* **112**: 31-40.
- Grime, J. P. (1997). Biodiversity and ecosystem function: The debate deepens. *Science* **277**: 1260 - 1261.
- Gulis, V. (2001). Are there any substrate preferences in aquatic hyphomycetes? *Mycological Research* **105**(9): 1088-1093.
- Gulis, V., K. A. Kuehn and K. Suberkropp (2006). The role of fungi in carbon and nitrogen cycles in freshwater ecosystems. Fungi in Biogeochemical Cycles. G. M. Gadd. Cambridge, Cambridge University Press.
- Gulis, V., L. Marvanova and E. Descals (2005). An illustrated key to the common temperate species of aquatic hyphomycetes. Methods to study litter decomposition - A practical guide. M. A. S. Graça, F. Bärlocher and M. O. Gessner.
- Gulis, V. and K. Suberkropp (2003). Effect of inorganic nutrients on relative contributions of fungi and bacteria to carbon flow from submerged decomposing leaf litter. *Microbial Ecology* **45**(1): 11-19.
- Gulis, V. and K. Suberkropp (2003). Interactions between stream fungi and bacteria associated with decomposing leaf litter at different levels of nutrient availability. *Aquatic Microbial Ecology* **30**(2): 149-157.
- Gulis, V. and K. Suberkropp (2004). Effects of whole-stream nutrient enrichment on the concentration and abundance of aquatic hyphomycete conidia in transport. *Mycologia* **96**: 57-65.
- Guterman, L. (2000). Have ecologists oversold biodiversity? *The chronicle of Higher Education*(13 Octobre 2000).
- Hairton, N. G., F. E. Smith and L. B. Slobodkin (1960). Community structure, population control and competition. *American Naturalist* **94**: 421-425.

- Hättenschwiler, S., A. V. Tiunov and S. Scheu (2005). Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **36**: 191-218.
- Hector, A. and R. Bagchi (2007). Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* **448**: 188-191.
- Hector, A. and R. Hooper (2002). Darwin and the first ecological experiment. *Science* **295**: 639-640.
- Hector, A., J. Joshi, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, E. Spehn, L. Wacker, E. Weilenmann, E. Bazeley-White, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, P. W. Leadley, M. Loreau, C. P. H. Mulder, C. Neßhöver, C. Palmborg, D. J. Read, A. S. D. Siamantziouras, A. C. Terry and A. Y. Troumbis (2007). Biodiversity and ecosystem functioning: reconciling the results of experimental and observational studies. *Functional Ecology* **21**: 998-1002.
- Hector, A., M. Loreau, B. Schmid and B. project (2002). Biodiversity manipulation experiments: studies replicated at multiple sites. *Biodiversity and Ecosystem functioning: synthesis and Perspectives*. M. Loreau, S. Naeem and P. Inchausti. New York, Oxford University Press: 36-46.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Högborg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. D. Schulze, A. S. D. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi and J. H. Lawton (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* **286**: 1123.
- Hieber, M. and M. O. Gessner (2002). Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology* **83**(4): 1026-1038.
- Hillebrand, H. (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist* **163**(2): 192-211.
- Hillebrand, H., D. M. Bennett and M. W. Cadotte (2008). Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* **89**(6): 1510-1520.
- Hillebrand, H. and B. Matthiessen (2009). Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* **12**: 1405-1419.
- Ho, W. H., K. D. Hyde, I. J. Hodgkiss and Yanna (2001). Fungal communities on submerged wood from streams in Brunei, Hong Kong, and Malaysia. *Mycological Research* **105**(12): 1492-1501.
- Holt, R. D. and M. Loreau (2002). Biodiversity and ecosystem functioning: The role of trophic interactions and the importance of system openness. *The functional consequences of biodiversity - Empirical progress and theoretical extensions*. A. P. Kinzig, S. W. Pacala and D. Tilman. Princeton, New Jersey, USA, Princeton University Press: 246-262.
- Hooper, D. U. (1998). The role of complementarity and competition in ecosystem response to variation in plant diversity. *Ecology* **79**: 704-719.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer and D. A. Wardle (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**(1): 3-35.
- Hooper, D. U. and P. M. Vitousek (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* **277**: 1302.
- Hoorens, B., R. Aerts and M. Stroetenga (2003). Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia* **137**: 578-586.
- Horton, R. E. (1945). Erosional development of streams and their drainage basins; hydrophysical approach to quantitative morphology. *Geological Society of American Bulletin* **56**: 275-370.
- Horwith, B. (1985). A role for intercropping in modern agriculture. *Bioscience* **35**(5): 286-291.
- Howe, M. J. and K. Suberkropp (1994). Effects of isopod (*Lirceus* sp.) feeding on aquatic hyphomycetes colonizing leaves in a stream. *Archiv für Hydrobiologie* **130**: 93-103.
- Hubendick, B. (1962). Aspects on the diversity of the fresh-water fauna. *Oikos* **13**(2): 249-261.
- Hughes, J. and O. L. Petchey (2001). Merging perspectives on biodiversity and ecosystem functioning. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(5): 222-223.

- Humbert, J.-F. and U. Dorigo (2005). Biodiversity and aquatic ecosystem functioning: A mini-review. *Aquatic Ecosystem Health & Management* **8**(4): 367-374.
- Huston, M. A. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* **110**(4): 449-460.
- Huston, M. A., L. W. Aarssen, M. P. Austin, B. S. Cade, J. D. Fridley, E. Garnier, J. P. Grime, J. Hodgson, W. K. Lauenroth, K. Thompson, J. H. Vandermeer and D. A. Wardle (2000). No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science* **289**: 1255.
- Ingold, C. T. (1966). The tetrastrate aquatic fungal spore. *Mycologia* **58**(1): 43-56.
- Irons, J. G., M. W. Oswood, R. J. Stout and C. M. Pringle (1994). Latitudinal patterns in leaf-litter breakdown - Is temperature really important. *Freshwater Biology* **32**(2): 401-411.
- Ives, A. R., B. J. Cardinale and W. E. Snyder (2005). A synthesis of subdisciplines: predator-prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecology Letters* **8**: 102-116.
- Jacobsen, D., R. Schultz and A. Encalada (1997). Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology* **38**: 247-261.
- Jensen, V. (1974). Decomposition of angiosperm tree leaf litter. Biology of plant litter decomposition. C. H. Dickinson and G. J. F. Pugh. London, Academic Press: 69-104.
- Jiang, L., Z. Pu and D. R. Nemergut (2008). On the importance of the negative selection effect for the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *Oikos* **117**: 488-493.
- Johnson, K. H., K. A. Vogt, H. J. Clark, O. J. Schmitz and D. J. Vogt (1996). Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* **11**(9): 372-377.
- Jonsson, M. (2006). Species richness effects on ecosystem functioning increase with time in an ephemeral resource system. *Acta Oecologica* **29**: 72-77.
- Jonsson, M., O. Dangles, B. Malmqvist and F. Gu  r  ld (2002). Simulating species loss following perturbation: assessing the effects on process rates. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **269**(1495): 1047-1052.
- Jonsson, M. and B. Malmqvist (2000). Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects. *Oikos* **89**: 519-523.
- Jonsson, M. and B. Malmqvist (2003). Mechanisms behind positive diversity effects on ecosystem functioning: testing the facilitation and interference hypotheses. *Oecologia* **134**: 554-559.
- Jonsson, M., B. Malmqvist and P. O. Hoffsten (2001). Leaf litter breakdown rates in boreal streams: does shredder species richness matter? *Freshwater Biology* **46**(2): 161-171.
- Kaushik, N. K. and H. B. N. Hynes (1971). The fate of dead leaves that fall into streams. *Archiv f  r Hydrobiologie* **68**: 465-515.
- Kayser, J. (2000). Rift over biodiversity divides ecologists. *Science* **289**: 1282-1283.
- Kearns, S. G. and F. B  rlocher (2008). Leaf surface roughness influences colonization success of aquatic hyphomycete conidia. *Fungal Ecology* **1**: 13-18.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**: 157-164.
- King, R. F., K. M. Dromph and R. D. Bardgett (2002). Changes in species evenness of litter have no effect on decomposition processes. *Soil Biology and Biochemistry* **34**: 1959-1963.
- Kneitel, J. M. and J. M. Chase (2008). Disturbance, predator, and resource interactions alter container community composition. *Ecology* **85**: 2088-2093.
- Knight, T. M., M. W. McCoy, J. M. Chase, K. A. McCoy and R. D. Holt (2005). Trophic cascades across ecosystems. *Nature* **437**: 880-883.
- Kochi, K. and T. Kagaya (2005). Green leaves enhance the growth and development of a stream macroinvertebrate shredder when senescent leaves are available. *Freshwater Biology* **50**: 656-667.
- Kohler, S. L. and M. A. McPeck (1989). Predation risk and the foraging behavior of competing stream insects. *Ecology* **70**(6): 1811-1825.

- Kominkova, D., K. A. Kuehn, N. Busing, D. Steiner and M. O. Gessner (2000). Microbial biomass, growth, and respiration associated with submerged litter of *Phragmites australis* decomposing in a littoral reed stand of a large lake. *Aquatic Microbial Ecology* **22**: 271-282.
- Kominoski, J. S., T. J. Hoellein, J. J. Kelly and C. M. Pringle (2008). Does mixing litter of different qualities alter stream microbial diversity and functioning on individual litter species? *Oikos* **118**: 457-463.
- Kominoski, J. S., T. J. Hoellein, C. J. LeRoy, C. M. Pringle and C. M. Swan (2009). Beyond species richness: expanding biodiversity-ecosystem functioning theory in detritus based streams. *River research and applications*.
- Kominoski, J. S., T. J. Hoellein, C. J. Leroy, C. M. Pringle and C. M. Swan (2010). Beyond species richness: expanding biodiversity-ecosystem functioning theory in detritus-based systems. *River research and applications* **26**: 67-75.
- Kominoski, J. S. and C. M. Pringle (2009). Resource–consumer diversity: testing the effects of leaf litter species diversity on stream macroinvertebrate communities. *Freshwater Biology*.
- Kominoski, J. S., C. M. Pringle, B. A. Ball, M. A. Bradford, D. C. Coleman, D. B. Hall and M. D. Hunter (2007). Nonadditive effects of leaf litter species diversity on breakdown dynamics in a detritus based stream. *Ecology* **88**(5): 1167-1176.
- Konishi, M., S. Nakano and T. Iwata (2001). Trophic cascading effects of predatory fish on leaf litter processing in a Japanese stream. *Ecological Research* **16**: 415-422.
- Körner, C. (2004). Through enhanced tree dynamics carbon dioxide enrichment may cause tropical forests to lose carbon. *Philosophical Transactions of the Royal Society* **359**: 493-498.
- Laitung, B. and E. Chauvet (2005). Vegetation diversity increases species richness of leaf-decaying fungal communities in woodland streams. *Archiv fur Hydrobiologie* **164**(2): 217-235.
- Lawton, J. H. (1994). What do species do in ecosystems? *Oikos* **71**: 367-374.
- Lawton, J. H. and V. K. Brown (1993). Redundancy in ecosystems. Biodiversity and ecosystem function. E. D. Schulze and H. A. Mooney. Berlin, Springer: 255-270.
- Lecerf, A. and E. Chauvet (2008). Diversity and functions of leaf-decaying fungi in human-altered streams. *Freshwater Biology*.
- Lecerf, A., M. Dobson, C. K. Dang and E. Chauvet (2005). Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia* **146**: 432-442.
- Lecerf, A., G. Marie, J. S. Kominoski, C. J. Leroy, C. Bernadet and C. M. Swan (in press). Incubation time, functional litter diversity, and ecosystem characteristics predict nonadditive litter mixing effects on decomposition: A synthesis from streams *Ecology*.
- Lecerf, A. and J. S. Richardson (2009). Biodiversity-ecosystem function research: insights gained from streams. *River research and applications*.
- Lecerf, A., G. Risnoveanu, C. Popescu, M. O. Gessner and E. Chauvet (2007). Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology* **88**(1): 219-227.
- LeRoy, C. J. and J. C. Marks (2006). Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biology* **51**: 605-617.
- Likens, G. E. (1992). An ecosystem approach: its use and abuse. Oldendorfe/Luhe, Ecology institute.
- Loreau, M. (1998). Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **95**: 5632-5636.
- Loreau, M. and A. Hector (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* **412**: 72-76.
- Loreau, M., S. Naeem and P. Inchausti (2002). Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. New York, Oxford University Press.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman and D. A. Wardle (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* **294**: 804-808.
- Lyons, S. K. and M. R. Willig (2002). Species richness, latitude, and scale-sensitivity. *Ecology* **83**(1): 47-58.

- Magurran, A. E. (2004). Measuring biodiversity, Blackwell publishing.
- Marvanová, L. (2005). Maintainance of aquatic hyphomycete cultures. Methods to study litter decomposition - A practical guide. M. A. S. Graça, F. Bärlocher and M. O. Gessner.
- Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee and J. B. Wilson (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* **111**(1): 112-118.
- Mathuriau, C. and E. Chauvet (2002). Breakdown of leaf litter in a Neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* **21**(3): 384-396.
- McArthur, J. V., J. M. Aho, R. B. Rader and G. L. Mills (1994). Interspecific leaf interactions during decomposition in aquatic and floodplain ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* **13**: 57-67.
- McCreadie, J. W., P. H. Adler and N. Hamada (2005). Patterns of species richness for blackflies (Diptera: Simuliidae) in the Nearctic and Neotropical regions. *Ecological Entomology* **30**: 201-209.
- McGrady-Steed, J., P. M. Harris and P. J. Morin (1997). Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature* **390**: 162-165.
- McGrady-Steed, J. and P. J. Morin (2000). Biodiversity, density compensation, and the dynamics of populations and functional groups. *Ecology* **81**: 361-373.
- McIntosh, A. R., H. S. Greig, S. A. McMurtrie, P. Nyström and M. J. Winterbourn (2005). Top-down and bottom-up influences on populations of a stream detritivore. *Freshwater Biology* **50**: 1206-1218.
- McIntyre, P. B., L. E. Jones, A. S. Flecker and M. J. Vanni (2007). Fish extinctions alter nutrient recycling in tropical freshwaters. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**(11): 4461-4466.
- McKie, B. G., M. Schindler, M. O. Gessner and B. Malmqvist (2009). Placing biodiversity and ecosystem functioning in context: environmental perturbations and the effects of species richness in a stream field experiment. *Oecologia*.
- McKie, B. G., G. Woodward, S. Hladyz, M. Nistorecu, E. Preda, C. Popescu, P. Giller and B. Malmqvist (2008). Ecosystem functioning in stream assemblages from different regions: contrasting responses to variation in detritivore richness, evenness and density. *Journal of Animal Ecology* **77**: 495-504.
- Meier, C. L. and W. D. Bowman (2008). Links between plant litter chemistry, species diversity, and below-ground ecosystem function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**(50): 19780-19785.
- Melillo, J. M., J. D. Aber and J. F. Muratore (1982). Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* **63**: 621-626.
- Methvin, B. R. and K. Suberkropp (2003). Annual production of leaf-decaying fungi in 2 streams. *Journal of the North American Benthological Society* **22**(4): 554-564.
- Meyer, J. L. and J. O'Hop (1983). Leaf-shredding insects as a source of dissolved organic carbon in headwater streams. *American Midland Naturalist* **109**: 175-183.
- Mikola, J. and H. Setälä (1998). No evidence of trophic cascades in an experimental microbial-based soil food web. *Ecology* **79**(1): 153-164.
- Mille-Lindblom, C. and L. J. Tranvik (2003). Antagonism between bacteria and fungi on decomposing aquatic plant litter. *Microbial Ecology* **45**(2): 173-182.
- Minshall, G. W. (1967). Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland springbrook community. *Ecology* **48**: 139-149.
- Minshall, G. W. (1988). Stream ecosystem theory: a global perspective. *Journal of the North American Benthological Society* **7**(4): 263-288.
- Mooney, H. A., J. H. Cushman, E. Medina, E. Sala and E. D. Schulze (1996). Functional roles of biodiversity: a global perspective.
- Mouillot, D., W. H. N. Mason, O. Dumay and J. B. Wilson (2005). Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* **142**(3): 353-359.

- Mulder, C. P. H., J. Koricheva, K. Huss-Danell, P. Högborg and J. Joshi (1999). Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. *Ecology Letters* **2**: 237-246.
- Mulder, C. P. H., D. D. Uliassi and D. F. Doak (2001). Physical stress and diversity–productivity relationships: the role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**: 6704-6708.
- Müller-Haeckel, A. (1977). Annual production of hyphomycetes conidia in a Subarctic stream. *Oikos* **29**(3): 396-397.
- Mwangi, P. N., M. Schmitz, C. Scherber, C. Roscher, J. Schumacher, M. Scherer-Lorenzen, W. W. Weisser and B. Schmid (2007). Niche pre-emption increases with species richness in experimental plant communities. *Journal of Ecology* **95**: 65-78.
- Naeem, S., D. Bunker and A. Hector (2009). Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: An ecological and economic perspective. New York, Oxford University Press.
- Naeem, S., D. E. Bunker, A. Hector, M. Loreau and C. Perrings (2009). Can we predict the effects of global change on biodiversity loss and ecosystem functioning? Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective. S. Naeem, D. Bunker, A. Hector, M. Loreau and C. Perrings. New York, Oxford University Press.
- Naeem, S. and S. Li (1997). Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* **390**: 507-509.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton and R. M. Woodfin (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* **368**: 734-737.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton and R. M. Woodfin (1995). Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* **347**(1321): 249-262.
- Naeem, S. and J. P. Wright (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* **6**: 567-579.
- Naiman, R. J. and H. Decamps (1997). The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**: 621-658.
- Naiman, R. J., J. M. Melillo, M. A. Lock, T. E. Ford and S. R. Reice (1987). Longitudinal patterns of ecosystem processes and community structure in a subarctic river continuum. *Ecology* **68**: 1139-1156.
- Newell, S. Y. and R. D. Fallon (1991). Toward a method for measuring instantaneous fungal growth rates in field samples. *Ecology* **72**: 1547-1559.
- Nijs, I. and J. Roy (2000). How important are species richness, species evenness and interspecific differences to productivity? A mathematical model. *Oikos* **88**: 57-66.
- Nikolcheva, L. G. and F. Bärlocher (2005). Seasonal and substrate preferences of fungi colonizing leaves in streams: traditional versus molecular evidence. *Environmental Microbiology* **7**(2): 270-280.
- Nikolcheva, L. G., A. M. Cockshutt and F. Bärlocher (2003). Determining diversity of freshwater fungi on decaying leaves: Comparison of traditional and molecular approaches. *Applied and Environmental Microbiology* **69**(5): 2548-2554.
- Nilsson, C. and K. Berggren (2000). Alterations of riparian ecosystems caused by river regulation. *Bioscience* **50**(9): 783-792.
- Nilsson, M. C., K. Olsson, A. Persson, P. Nyström, G. Svensson and U. Nilsson (2008). Effects of stream predator richness on the prey community and ecosystem attributes. *Oecologia* **157**: 641-651.
- Norberg, J. (2000). Resource-niche complementarity and autotrophic compensation determines ecosystem-level responses to increased cladoceran species richness. *Oecologia* **122**: 264-272.
- Norberg, J. (2004). Biodiversity and ecosystem functioning: A complex adaptive systems approach. *Limnology and Oceanography* **49**: 1269-1277.
- Nykqvist, N. (1963). Leaching and decomposition of water-soluble organic substances from different types of leaf and needle litter. *Studia Forestalia Suecica* **3**: 1-29.
- Oberndorfer, R. Y., J. V. McArthur and J. R. Barnes (1984). The effect of invertebrates predators on leaf litter processing in an alpine stream. *Ecology* **65**(4): 1325-1331.

- Oksanen, L., S. D. Fretwell, J. Arruda and P. Niemela (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity *American Naturalist* **118**: 240-261.
- Orwig, D. A., D. R. Foster and D. L. Mauseel (2002). Landscape patterns of hemlock decline in New England due to the introduced hemlock woolly adelgid. *Journal of Biogeography* **29**: 1475-1487.
- Ostrofsky, M. L. (1997). Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates. *Journal of the North American Benthological Society* **16**(4): 750-759.
- Pacala, S. W. and A. P. Kinzig (2002). Introduction to theory and the common ecosystem model. Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions. A. P. Kinzig, S. W. Pacala and D. Tilman. Princeton, Princeton University Press: 169-174.
- Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter and J. F. Kitchell (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* **14**: 483-488.
- Padgett, D. (1976). Leaf decomposition by fungi in a Tropical rainforest stream. *Biotropica* **8**(3): 166-178.
- Palma, A. and R. Figueroa (2008). Latitudinal diversity of Plecoptera (Insecta) on local and global scales. *Illiesia* **4**(8): 81-90.
- Pascoal, C., F. Cássio and L. Marvanová (2005). Anthropogenic stress may affect aquatic hyphomycete diversity more than leaf decomposition in a low-order stream. *Archiv Fur Hydrobiologie* **162**(4): 481-496.
- Patterson, B. D. and W. Atmar (2000). Analyzing species composition in fragments. Proc. 4th Int. Symp. Isolated vertebrates communities in the tropics, Bonn.
- Peckarsky, B. L. and S. I. Dodson (1980). Do stonefly predators influence benthic distribution in streams? *Ecology* **61**: 1275-1282.
- Pestana, J. L. T., S. Loureiro, D. J. Baird and A. M. V. M. Soares (2009). Fear and loathing in the benthos: Responses of aquatic insect larvae to the pesticide imidacloprid in the presence of chemical signals of predation risk. *Aquatic Toxicology* **93**: 138-149.
- Petchey, O. L., A. L. Downing, G. G. Mittelbach, L. Persson, C. F. Steiner, P. H. Warren and G. Woodward (2004). Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *Oikos* **104**(3): 467-478.
- Petchey, O. L. and K. J. Gaston (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**: 741-758.
- Peterman, J. F., A. J. F. Fergus, L. A. Turnbull and B. Schmid (2008). Janzen-Connell effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. *Ecology* **89**: 2399-2406.
- Petersen, R. C. and K. W. Cummins (1974). Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology* **4**: 343-368.
- Pianka, E. R. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *American Naturalist* **100**(910): 33-46.
- Pickett, S. T. A. and M. L. Cadenasso (2002). The ecosystem as a multidimensional concept: Meaning, model, and metaphor. *Ecosystems* **5**: 1-10.
- Polley, H. W., B. J. Wilsey and J. D. Derner (2003). Do species evenness and plant density influence the magnitude of selection and complementarity effects in annual plant species mixtures? *Ecology Letters* **6**: 248-256.
- Post, D. M., M. W. Doyle, J. L. Sabo and J. C. Finlay (2007). The problem of boundaries in defining ecosystems: A potential landmine for uniting geomorphology and ecology *Geomorphology* **89**: 111-126.
- Pozo, J., E. González, J. R. Díez, J. Molinero and A. Elósegui (1997). Inputs of particulate organic matter to streams with different riparian vegetation. *Journal of the North American Benthological Society* **16**: 602-611.
- Purvis, A., J. L. Gittleman, G. Cowlishaw and G. M. Mace (2000). Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* **267**: 1947-1952.
- Quinn, J. M., G. P. Burrell and S. M. Parkyn (2000). Influences of leaf toughness and nitrogen content on in-stream processing and nutrient uptake by litter in a Waikato, New Zealand, pasture

- stream and streamside channels. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **34**: 253-271.
- Raja, H. A., J. P. Schmit and C. A. Shearer (2009). Latitudinal, habitat and substrate distribution patterns of freshwater ascomycetes in the Florida Peninsula. *Biodiversity and Conservation* **18**: 419-455.
- Rapport, D. J. (1980). Optimal foraging for complementary resources. *American Naturalist* **116**(3): 324-346.
- Raviraja, N. S., K. R. Sridhar and F. Bärlocher (1998). Breakdown of Ficus and Eucalyptus leaves in an organically polluted river in India: fungal diversity and ecological functions. *Freshwater Biology* **39**: 537-545.
- Raviraja, N. S., K. R. Sridhar and F. Bärlocher (1998). Fungal species richness in Western Ghat streams (southern India): is it related to pH, temperature or altitude? *Fungal Diversity* **1**: 179-191.
- Reice, S. R. (1991). Effects of detritus loading and fish predation on leafpack breakdown and benthic macroinvertebrates in a woodland stream. *Journal of the North American Benthological Society* **10**: 42-56.
- Reich, P. B. (2009). Elevated CO₂ reduces losses of plant diversity caused by nitrogen deposition. *Science* **326**: 1399-1402.
- Reiss, J., J. R. Bridle, J. M. Montoya and G. Woodward (2009). Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology & Evolution* **24**(9): 505-514.
- Richardson, J. S. (1992). Food, microhabitat, or both? Macroinvertebrate use of leaf accumulations in a montane stream. *Freshwater Biology* **27**: 169-176.
- Rier, S. T., N. C. Tuchman, R. G. Wetzel and J. A. Teeri (2002). Elevated-CO₂-induced changes in the chemistry of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michaux) leaf litter: subsequent mass loss and microbial response in a stream ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society* **21**: 16-27.
- Rios, S. L. and R. C. Bailey (2006). Relationship between riparian vegetation and stream benthic communities at three spatial scales. *Hydrobiologia* **553**: 153-160.
- Rohde, K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: The search for the primary cause. *Oikos* **65**(3): 514-527.
- Rombouts, I., G. Beaugrand, F. Ibanez, S. Gasparini, S. Chiba and L. Legendre (2009). Global latitudinal variations in marine copepod diversity and environmental factors. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **276**: 3053-3062.
- Rosemond, A. D., C. M. Pringle and A. Ramirez (1998). Macroconsumer effects on insect detritivores and detritus processing in a tropical stream. *Freshwater Biology* **39**: 515-523.
- Rosenzweig, M. L. (1995). Species diversity in space and time. Cambridge, Cambridge University Press.
- Rossi, L. (1985). Interactions between invertebrates and microfungi in freshwater ecosystems. *Oikos* **44**(1): 175-184.
- Ruesink, J. L. and D. S. Srivastava (2001). Numerical and per capita responses to species loss: mechanisms maintaining ecosystem function in a community of stream insect detritivores. *Oikos* **93**: 221-234.
- Ruetz III, C. R., R. M. Newman and B. Vondracek (2002). Top-down control in a detritus-based food web: fish, shredders, and leaf breakdown. *Oecologia* **12**: 307-315.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, III, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker and D. H. Wall (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**(5459): 1770-1774.
- Sanpera-Calbet, I., A. Lecerf and E. Chauvet (2009). Leaf diversity influences in-stream litter decomposition through effects on shredders. *Freshwater Biology* **54**: 1671-1682.
- Schädler, M. and R. Brandl (2005). Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures? *Soil Biology & Biochemistry* **37**: 329-337.

- Schimel, J. P., R. G. Cates and R. Ruess (1998). The role of balsam poplar secondary chemicals in controlling soil nutrient dynamics through succession in the Alaskan taiga. *Biogeochemistry* **42**: 221-234.
- Schimel, J. P. and S. Hättenschwiler (2007). Nitrogen transfer between decomposing leaves of different N status. *Soil Biology and Biochemistry* **39**: 1428-1436.
- Schindler, D. W. (2001). The cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millennium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 18-29.
- Schindler, M. H. and M. O. Gessner (2009). Functional leaf traits and biodiversity effects on litter decomposition in a stream. *Ecology* **90**: 1641-1649.
- Schmid, B., P. Balvanera, B. J. Cardinale, J. Godbold, A. B. Pfisterer, D. Raffaelli, M. Solan and D. S. Srivastava (2009). Consequences of species loss for ecosystem functioning: meta-analyses of data from biodiversity experiments. Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and economic perspective. S. Naeem, D. Bunker, A. Hector, M. Loreau and C. Perrings. New York, Oxford University Press: 14-30.
- Schmid, B., A. Hector, M. A. Huston, P. Inchausti, I. Nijs, P. W. Leadley and D. Tilman (2002). The design and analysis of biodiversity experiments. Biodiversity and Ecosystem functioning: synthesis and Perspectives. M. Loreau, S. Naeem and P. Inchausti. New York, Oxford University Press: 61-75.
- Schmitz, O. J., A. P. Beckerman and K. M. O'Brien (1997). Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* **78**: 1388-1399.
- Schmitz, O. J., J. H. Grabowski, B. L. Peckarsky, E. L. Preisser, G. C. Trussell and J. R. Vonesh (2008). From individuals to ecosystem function: toward an integration of evolutionary and ecosystem ecology. *Ecology* **89**: 2436-2445.
- Schmitz, O. J., V. Krivan and O. Ovadia (2004). Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* **7**: 153-163.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**(4145): 27-39.
- Schoenlein-Crusius, I. H. and R. A. P. Grandi (2003). The diversity of aquatic hyphomycetes in South America. *Brazilian Journal of Microbiology* **34**(3): 183-193.
- Schulze, E. D. and H. A. Mooney (1993). Biodiversity and ecosystem function. Berlin, Springer-Verlag.
- Schwartz, M. W., C. A. Brigham, J. D. Hoeksema, K. G. Lyons, M. H. Mills and P. J. van Mantgem (2000). Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* **122**: 297-305.
- Shearer, C. A., E. Descals, B. Kohlmeyer, J. Kohlmeyer, L. Marvanová, D. Padgett, D. Porter, H. A. Raja, J. P. Schmit, H. A. Thorton and H. Voglymayr (2007). Fungal biodiversity in aquatic habitats. *Biodiversity and Conservation* **16**: 49-67.
- Short, T. M. and J. R. Holomuzki (1992). Indirect effects of fish on foraging behaviour and leaf processing by the isopod *Lirceus fontinalis*. *Freshwater Biology* **27**: 91-97.
- Shurin, J. B., E. T. Borer, E. W. Seabloom, K. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. D. Cooper and B. S. Halpern (2002). A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* **5**: 785-791.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, J. Petranka and K. Strohmeier (1985). Predation, competition, and prey communities: A review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 269-311.
- Sih, A. and D. E. Wooster (1994). Prey behavior, prey dispersal, and predator impacts on stream prey. *Ecology* **75**(5): 1200-1207.
- Simpson, G. G. (1964). Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* **13**(2): 57-73.
- Sinclair, G. (1826). Hortus Gramineus Woburnensis - Or, an account of the results of experiments on the produce and nutritive qualities of different grasses used as the food of the more valuable domestic animals. London.

- Spehn, E., A. Hector, J. Joshi, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, E. Bazeley-White, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Högberg, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, J. Koricheva, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, C. Palmborg, J. S. Pereira, A. B. Pfisterer, A. Prinz, D. J. Read, E. D. Schulze, A. S. D. Siamantziouras, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi and J. H. Lawton (2005). Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological Monographs* **75**(1): 37-63.
- Srivastava, D. S. and T. Bell (2009). Reducing horizontal and vertical diversity in a foodweb triggers extinctions and impacts functions. *Ecology Letters* **12**: 1016-1028.
- Srivastava, D. S., B. J. Cardinale, A. Downing, J. E. Duffy, C. Jouseau, M. Sankaran and J. P. Wright (2009). Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology* **90**(4): 1073-1083.
- Srivastava, D. S. and M. Vellend (2005). Biodiversity-ecosystem research: Is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **36**: 267-294.
- Stachowicz, J. J., J. F. Bruno and J. E. Duffy (2007). Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **38**: 739-766.
- Stachowicz, J. J., H. Fried, R. W. Osman and R. B. Whitlatch (2002). Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology* **83**(9): 2575-2590.
- Stevens, R. D. and M. R. Willig (2002). Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology* **83**(2): 545-560.
- Stout, J. and J. Vandermeer (1975). Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *American Naturalist* **109**(967): 263-280.
- Strahler, A. N. (1952). Hypsometric (area-latitude) analysis of erosional topography. *Geological Society of American Bulletin* **63**: 1117-1142.
- Strong, D. R. (1992). Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* **73**: 747-754.
- Suberkropp, K. (1984). Effect of temperatures on seasonal occurrence of aquatic hyphomycetes. *Transactions of the British Mycological Society* **82**(53-62).
- Suberkropp, K. (1991). Relationships between growth and sporulation of aquatic hyphomycetes on decomposing leaf litter. *Mycological Research* **95**: 843-850.
- Suberkropp, K. (1998). Effect of dissolved nutrients on two aquatic hyphomycetes growing on leaf litter. *Mycological Research* **102**: 998-1002.
- Suberkropp, K. and L. Arsuffi (1984). Degradation, growth, and changes in palatability of leaves colonized by six aquatic hyphomycete species. *Mycologia* **76**(3): 398-407.
- Suberkropp, K., T. L. Arsuffi and J. P. Anderson (1983). Comparison of degradative ability, enzymatic activity, and palatability of aquatic hyphomycetes grown on leaf litter. *Applied and Environmental Microbiology* **46**(1): 237-244.
- Suberkropp, K. and E. Chauvet (1995). Regulation of leaf breakdown by fungi in streams - Influences of water chemistry. *Ecology* **76**(5): 1433-1445.
- Suberkropp, K., M. O. Gessner and E. Chauvet (1993). Comparison of ATP and ergosterol as indicators of fungal biomass associated with decomposing leaves in streams. *Applied and Environmental Microbiology* **59**(10): 3367-3372.
- Suberkropp, K., G. L. Godshalk and M. J. Klug (1976). Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* **57**(4): 720-727.
- Suberkropp, K. and J. L. Klug (1980). Maceration of deciduous leaf litter by aquatic hyphomycetes. *Canadian Journal of Botany* **58**: 1025-1031.
- Suberkropp, K. and H. Weyers (1996). Application of fungal and bacterial production methodologies to decomposing leaves in streams. *Applied and Environmental Microbiology* **62**: 1610-1615.
- Swan, C. M., M. A. Gluth and C. L. Horne (2009). Leaf litter species evenness influences nonadditive breakdown in a headwater stream. *Ecology* **90**: 1650-1658.

- Swan, C. M., B. Healey and D. C. Richardson (2008). The role of native riparian tree species in decomposition of invasive tree of heaven (*Ailanthus altissima*) leaf litter in an urban stream. *Ecoscience* **15**: 27-35.
- Swan, C. M. and M. A. Palmer (2004). Leaf diversity alters litter breakdown in a Piedmont stream. *Journal of the North American Benthological Society* **23**(1): 15-28.
- Swan, C. M. and M. A. Palmer (2006). Composition of speciose leaf litter alters stream detritivore growth, feeding activity and leaf breakdown. *Oecologia* **147**: 469-478.
- Swan, C. M. and M. A. Palmer (2006). Preferential feeding by an aquatic consumer mediates non-additive decomposition of speciose leaf litter. *Oecologia* **149**: 107-114.
- Swift, M. J., O. W. Heal and J. M. Anderson (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems. Berkeley, CA, University of California Press.
- Tachet, H., P. Richoux, M. Bournard and P. Usseglio-Polatera (2000). Invertébrés d'eau douce : Systématique, biologie, écologie. Paris, CNRS Edition.
- Tansley, A. G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* **16**(3): 284-307.
- The R core team (2007). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R foundation for Statistical computing.
- Thébault, E., V. Huber and M. Loreau (2007). Cascading extinctions and ecosystem functioning: contrasting effects of diversity depending on food web structure. *Oikos* **116**: 163-173.
- Thébault, E. and M. Loreau (2006). The relationship between biodiversity and ecosystem functioning in food webs. *Ecological Research* **21**(1): 17-25.
- Thompson, K., A. P. Askew, J. P. Grime, N. P. Dunnett and A. J. Willis (2005). Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology* **19**: 355-358.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie and E. Siemann (1997). The Influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**: 1300.
- Tilman, D. and C. L. Lehman (2001). Human-caused environmental change: impacts on plant diversity and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**: 5433-5440.
- Tilman, D., C. L. Lehman and K. T. Thomson (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**: 1857-1861.
- Tilman, D., D. Wedin and J. Knops (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* **379**: 718-720.
- Tiunov, A. V. and S. Scheu (2005). Facilitative interactions rather than resource partitioning drive diversity-functioning relationships in laboratory fungal communities. *Ecology Letters* **8**: 618-625.
- Tokeshi, M. (1999). Species coexistence - Ecological and evolutionary perspectives. London, Blackwell.
- Trenbath (1974). Biomass productivity of mixtures. *Advances in Agronomy* **26**: 177-210.
- Treton, C., E. Chauvet and J.-Y. Charcosset (2004). Competitive interaction between two aquatic hyphomycete species and increase in leaf litter breakdown. *Microbial Ecology* **48**: 439-446.
- Tukey, H. B. (1970). The leaching of substances from plants. *Annual Review of Plant Physiology* **21**: 305-324.
- Van der Heijden, M., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken and I. R. Sanders (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**: 69-72.
- Vandermeer, J. (1989). The ecology of intercropping. Cambridge, Cambridge University Press.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell and C. E. Cushing (1980). River continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**(1): 130-137.
- Vaughn, C. C., D. E. Spooner and H. S. Galbraith (2007). Context-dependent species identity effects within a functional group of filter feeding bivalves. *Ecology* **88**(7): 1654-1662.

- Villéger, S., N. W. H. Mason and D. Mouillot (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* **89**(8): 2290-2301.
- Vinebrooke, R. D., K. L. Cottingham, J. Norberg, M. Scheffer, S. I. Dodson, S. C. Maberly and U. Sommer (2004). Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *Oikos* **104**(3): 451-457.
- Vinson, M. R. and C. P. Hawkins (1998). Biodiversity of stream insects: Variation at local, basin, and regional scales. *Annual Review of Entomology* **43**: 271-293.
- Vinson, M. R. and C. P. Hawkins (2003). Broad-scale geographical patterns in local stream insect genera richness. *Ecography* **26**: 751-767.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel and E. Garnier (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**(5): 882-892.
- Vitousek, P. M. (1994). Beyond global warming: Ecology and global change. *Ecology* **75**(7): 1862-1876.
- Vitousek, P. M. and D. U. Hooper (1993). Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. *Biodiversity and ecosystem function*. E. D. Schulze and H. A. Mooney. Berlin, Springer: 3-14.
- Walker, M. D., C. H. Wahren, R. D. Hollister, G. H. R. Henry, L. E. Ahlquist, J. M. Alatalo, M. S. Bret-Harte, M. P. Calef, T. V. Callaghan, A. B. Carroll, H. E. Epstein, I. S. Jonsdottir, J. A. Klein, B. Magnusson, U. Molau, S. F. Oberbauer, S. P. Rewa, C. H. Robinson, G. R. Shaver, K. N. Suding, C. C. Thompson, A. Tolvanen, O. Totland, P. L. Turner, C. E. Tweedie, P. J. Webber and P. A. Wookey (2006). Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**: 1342-1346.
- Wallace, J. B., S. L. Eggert, J. L. Meyer and J. R. Webster (1997). Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* **277**(5322): 102-104.
- Wallace, J. B. and J. R. Webster (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* **41**: 115-139.
- Wardle, D. A. (2001). Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility – evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect? *Oikos* **95**(1): 161-170.
- Wardle, D. A. (2002). *Communities and ecosystems. Linking the aboveground and belowground components*. Princeton, Princeton University Press.
- Wardle, D. A., K. I. Bonner and K. S. Nicholson (1997). Biodiversity and plant litter: Experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* **79**(2): 247-258.
- Wardle, D. A., O. Zackrisson, G. Hörnberg and C. Gallet (1997). The influence of island area on ecosystem properties. *Science* **277**(1296-1297).
- Webster, J. R. and E. F. Benfield (1986). Vascular plant breakdown in fresh-water ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**: 567-594.
- Werner, E. A. and S. D. Peacor (2003). A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* **84**(5): 1083-1100.
- Weyers, H. S. and K. Suberkropp (1996). Fungal and bacterial production during the breakdown of yellow poplar leaves in 2 streams. *Journal of the North American Benthological Society* **15**: 408-420.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**: 213-251.
- Wilsey, B. J., D. R. Chalcraft, C. M. Bowles and M. R. Willig (2005). Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology* **86**(5): 1178-1184.
- Wilsey, B. J. and C. Potvin (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: Importance of species evenness in an old field. *Ecology* **81**: 887-892.
- Wilson, E. O. (1988). *Biodiversity*. Washington, National Academy Press.
- Woodward, G. (2009). Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: assembling the jigsaw puzzle. *Freshwater Biology* **54**: 2171-2187.

- Wooster, D. and A. Sih (1995). A review of the drift and activity responses of stream prey to predator presence. *Oikos* **73**(1): 3-8.
- Worm, B., E. B. Barbier, N. Beaumont, J. E. Duffy, C. Folke, B. S. Halpern, J. B. C. Jackson, H. K. Lotze, F. Micheli, S. R. Palumbi, E. Sala, K. A. Selkoe, J. J. Stachowicz and R. Watson (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* **314**: 787-790.
- Yachi, S. and M. Loreau (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **1996**: 1463-1468.
- Yule, C. M., M. Y. Leong, K. C. Liew, L. Ratnarajah, K. Schmidt, H. M. Wong, R. G. Pearson and L. Boyero (2009). Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *Journal of the North American Benthological Society* **28**: 404-415.
- Zavaleta, E. S., M. R. Shaw, N. R. Chiariello, H. A. Mooney and C. B. Field (2003). Additive effects of simulated climate changes, elevated CO₂, and nitrogen deposition on grassland diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**: 7650-7654.
- Zhang, Y., J. S. Richardson and J. N. Negishi (2004). Detritus processing, ecosystem engineering and benthic diversity: a test of predator–omnivore interference. *Journal of Animal Ecology* **73**: 756-766.

Introduction

Les macroinvertébrés détritivores sont des organismes clé pour le fonctionnement et les flux de nutriments au sein de cours d'eau de tête de bassin hétérotrophes (Cuffney *et al.* 1990 ; Wallace et Webster 1996 ; Hieber et Gessner 2002). Or, si de nombreuses études ont porté sur les conséquences de divers facteurs abiotiques (qualité de l'eau, régime hydrique, température...) sur leur diversité et leur densité (Townsend *et al.* 1987 ; Reice et Wohlenberg 1993), un nombre plus restreint d'entre elles se sont intéressé aux influences biotiques responsables de la structuration de ces communautés, et les conséquences potentielles sur le fonctionnement de l'écosystème.

Ces communautés peuvent en effet être sous l'influence de facteurs top-down (prédation) et bottom-up (litière) (Rosemond *et al.* 2001 ; McIntosh *et al.* 2005). Ainsi, l'impact de prédateurs sur leurs proies a été détecté à des échelles spatiales variables, tels que micro-habitats (Kershner et Lodge 1995 ; Fairchild et Holomuzki 2005), macro-habitats (radiers, Peckarsky *et al.* (2002) et mouilles de cours d'eau, Power *et al.* (1985), Wiseman *et al.* (1993)), et également à l'échelle d'écosystèmes lenthiques (mares ou lacs, Carlisle et Hawkins (1998), Venturelli et Tonn (2005)).

La présence de prédateurs peut par divers mécanismes modifier les communautés de macroinvertébrés benthiques. Une action directe de ces derniers réduit la densité des communautés de proie (Greig et McIntosh 2006), et peut par le biais d'une prédation sélective modifier les proportions relatives de certaines populations (Nilsson *et al.* 2008).

En outre, par le biais d'interactions indirectes (non-trophique), la présence d'un prédateur peut entraîner une réduction de la densité ou de la diversité des macroinvertébrés benthiques, capables de détecter la présence du prédateur et adopter des comportements d'évitement et ainsi réduire leur activité (Åbjörnsson *et al.* 2000). De ce fait, les proies potentielles peuvent éviter d'être consommées en vivant là où les prédateurs ne peuvent pas chasser efficacement, comme par exemple dans les interstices du sédiment (Suttle *et al.* 2004 ; Fairchild *et*

Holomuzki 2005), dans des herbiers denses de macrophytes (Kelly et Hawes 2005), ou dans des courants rapides (Hart et Merz 1998 ; Hart et Finelli 1999).

Par conséquent, si différentes espèces ne présentent pas les mêmes comportements face à la prédation, la présence de prédateurs a le potentiel de générer des modifications de la structure des communautés de proies, par le biais d'interactions trophiques ou non-trophiques (Schmitz et al. 1997), et ainsi altérée les fonctions des écosystèmes assurées par ces dernières. Des études ont montré que la décomposition des litières dans des chenaux expérimentaux (Greig et McIntosh 2006) et dans des cours d'eau (Malmqvist 1993) diminuait en présence de truites et de plécoptères prédateurs, respectivement en raison d'effets létaux et non-léthaux des prédateurs sur les invertébrés détritivores. De plus, les litières peuvent être utilisées par les macroinvertébrés benthiques comme ressource nutritive et comme habitat (Richardson 1992). Ainsi il a été montré que la quantité, la qualité et la diversité des litières pouvaient influencer la structure des communautés de shredders (Wallace *et al.* 1997 ; Kominoski *et al.* 2008). En effet, les mélanges de litières labiles et réfractaires pouvaient présenter des assemblages de macroinvertébrés plus divers et/ou denses que les mêmes espèces isolées. De tels mélanges de litières constitueraient à la fois des ressources nutritives et un habitat favorable qui mènerait à un taux de décomposition accru des litières labiles au sein de tels mélanges.

Toutefois, peu d'études ont manipulé de manière concomitante la diversité des litières et la pression de prédation. Par une expérience de terrain, nous testons l'hypothèse selon laquelle les conséquences de la présence d'un prédateur sur les communautés de macroinvertébrés détritivores et sur la décomposition de paquets de litière dépendraient de la qualité et/ou de la diversité des litières. En effet l'effet de la prédation sur la structure des communautés de macroinvertébrés et les taux de décomposition pourrait être plus important au sein de paquets de litière labiles, conférant une faible complexité structurale et peu d'opportunités pour les macroinvertébrés d'échapper à la prédation. Au contraire, les paquets de litières réfractaires devraient être peu sujets à de telles altérations des communautés et des processus. Enfin les paquets de litières présentant à la fois des litières labiles et réfractaires constitueraient une combinaison de ressources de qualité et un habitat favorable. Ainsi on s'attend à ce que l'effet de la prédation sur les communautés de macroinvertébrés et sur les taux de décomposition des litières labiles au sein de tels assemblages soient moins prononcés qu'au sein de monocultures d'espèces labiles.

Matériel et méthodes

L'expérience a été réalisée dans le Rieutort, un cours d'eau de deuxième ordre de la Montagne Noire (France). Des assemblages de 4g de litières d'aulne (*Alnus glutinosa*) et de chêne (*Quercus petraea*) en monocultures (4g d'une espèce) et en mélanges (2g de chaque espèce). Les sacs à litières consistaient en des tubes PVC (dimensions) séparés en leur milieu par une maille de 1mm constituant ainsi 2 compartiments distincts, les litières étant incluses dans le compartiment situé en aval. Afin de manipuler la présence de macroinvertébrés détritivores au sein des paquets de litière, nous avons clos les extrémités du tube par des mailles fines (0.30mm) ou grossières (5mm). Enfin un prédateur (*Cordulegaster boltonii*, Odonata Donovan) a été ajouté tantôt dans le compartiment amont afin d'évaluer l'effet indirect de la prédation, tantôt dans le compartiment aval pour les effets directs de la prédation. Nous avons croisé l'ensemble des traitements de litière (aulne, chêne et mélange) avec l'ensemble des traitements de macroinvertébrés (fine maille, prédation directe, prédation indirecte et absence de prédateur), et réalisé 10 répliques organisées en 5 blocks répartis le long du cours d'eau.

Après 33 jours d'incubation dans le cours d'eau nous avons déterminé les taux de décomposition associés à chaque espèce de litière pour chaque combinaison après nettoyage, lyophilisation et pesée au 0.01g près des litières restantes. Nous avons également déterminé la biomasse (0.01mg près après séchage) et l'identité (niveau générique) des macroinvertébrés détritivores associés à chaque traitement.

Nous avons traité les résultats de perte de masse de chaque espèce de litière par modèle mixte, incluant le block et le paquet de litière comme facteurs aléatoires, et l'espèce de litière, le traitement (fine maille, prédation directe, indirecte et absence de prédateur) et la diversité des litières comme facteurs fixes. La biomasse des macroinvertébrés associés à chaque paquet de litière a été traitée de manière similaire, avec le bloc comme facteur aléatoire, le traitement litière (aulne, chêne ou mélange) et prédation en facteurs fixes. Finalement, la composition des communautés de macroinvertébrés détritivores ont été représentées à l'aide d'une NMDS (non metric multidimensional scaling) en utilisant la distance de Bray-Curtis, et comparée entre traitements par une ANOSIM. Masse restante de litière et biomasse de macroinvertébrés ont toutes deux été transformées ($\log(X+1)$) afin de remplir les conditions d'application de l'ANOVA (normalité et homoscedasticité vérifiées graphiquement). Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel R 2.6.0.

Résultats et discussion

Nos résultats suggèrent que quelque soit la variable considérée, le type de litière apparaît comme significatif (tables 1 et 2). En effet tant la biomasse de shredders et les taux de décomposition des litières sont moins importants pour le chêne que pour l'aulne, reflétant le fait que la qualité des litières est le principal facteur influençant le processus de décomposition (Melillo *et al.* 1982 ; Ostrofsky 1997) (figure 1).

Table 1 : Table ANOVA du modèle mixte sur le logarithme de la masse restante avec le bloc et le paquet de litière en facteurs aléatoires, et l'espèce la diversité des litières et le traitement de prédation comme facteurs fixes. Seuls les résultats concernant les facteurs fixes sont considérés.

	<i>Df</i>	SS	F	<i>P</i>
Espèce (Sp)	1	31.06	1542.31	<0.001
Diversité (D)	1	0.35	17.49	<0.001
Prédation (P)	3	3.41	56.42	<0.001
Sp x D	1	0.15	7.60	0.007
Sp x P	3	0.15	2.56	0.059
D x P	3	0.17	2.82	0.042
Résidus	107	2.155		

Table 2 : Table ANOVA du modèle mixte sur le logarithme de la biomasse de macroinvertébrés détritvires avec le bloc en facteur aléatoire, et l'espèce la diversité des litières et le traitement de prédation comme facteurs fixes. Seuls les résultats concernant les facteurs fixes sont considérés

	<i>Df</i>	SS	F	<i>P</i>
Litière (L)	2	28.63	21.85	<0.001
Predation (P)	2	6.30	4.81	0.011
L x P	4	3.18	1.21	0.312
Résidus	76	49.80		

Par contre, nous avons également mis en évidence un effet de la diversité des litières sur les taux de décomposition de l'espèce labile (l'aulne) (table 1), ce qui corrobore les résultats de plusieurs études antérieures (Swan et Palmer 2006 ; Sanpera-Calbet *et al.* 2009).

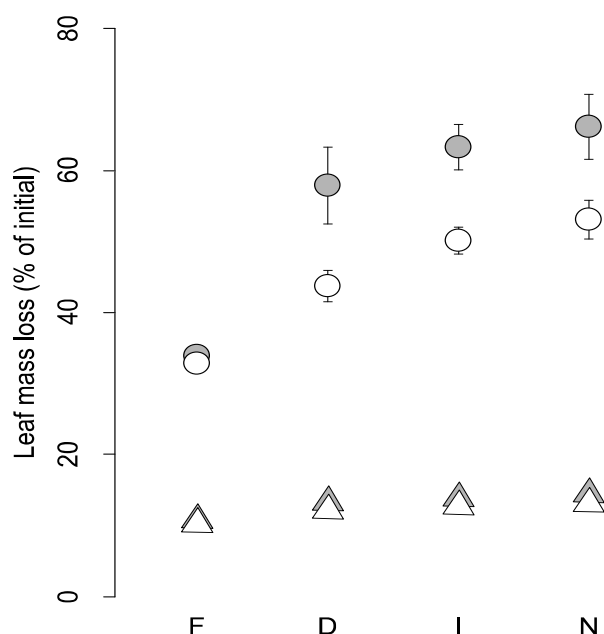


Figure 1 : Perte de masse moyenne ($\pm SE$, $n = 10$ par point) observée pour chaque espèce de litière en fonction du traitement (F : fine maille ; D : prédation directe ; I : prédation indirecte ; N : pas de prédateur), de l'espèce de litière considérée (ronds : aulne ; triangles : chêne) et de la composition du paquet de litière (gris : mélange ; blanc : monoculture). Les barres d'erreur représentent l'erreur standard.

En termes de communautés de détritivores (biomasse et composition), les paquets de litières comprenant à la fois de l'aulne et du chêne tendent à se rapprocher d'avantage de l'aulne en monoculture que du chêne (figures 2 et 3). Ceci suggère que la présence d'une espèce hautement nutritive au sein d'un paquet de litière permet un recrutement d'une communauté dense et diverse de macroinvertébrés. Ainsi les préférences alimentaires des macroinvertébrés accédant aux paquets de litières divers, en focalisant leur consommation sur l'espèce la plus labile (présente en plus faible quantité que dans les monocultures) pourraient en second lieu expliquer l'accélération de la décomposition de l'aulne au sein des mélanges (Swan et Palmer 2006). Les taux de décomposition du chêne par contre ne sont pas altérés au sein des mélanges. Etant données les faibles pertes de masse observées sur ces litières, on peut suggérer que la contribution des macroinvertébrés à la décomposition initiale des litières de

chêne a été mineure et qu'elle est plutôt due au lessivage des composés hydrosolubles, et une phase initiale d'activité fongique.

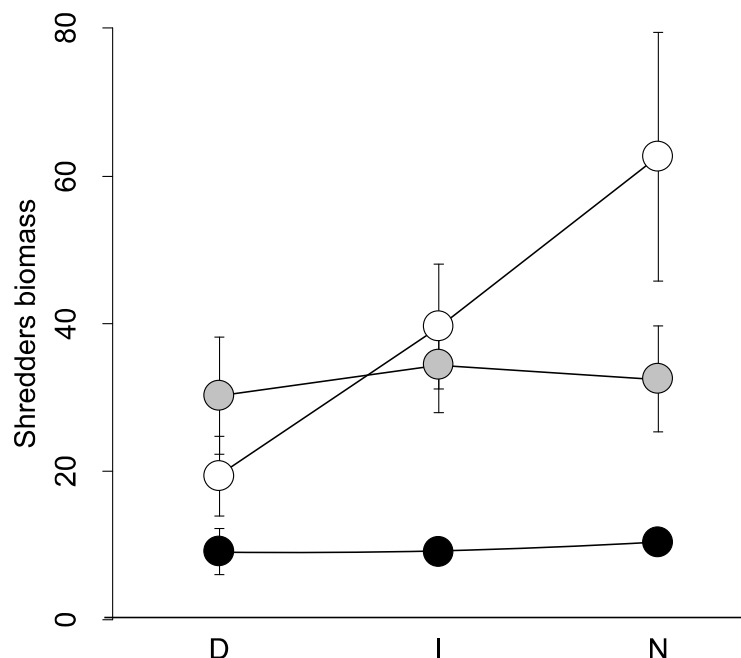


Figure 2 : Biomasse de macroinvertébrés détritvres moyenne ($\pm SE$, $n=10$ par point) associés aux différents paquets de litières en fonction du traitement de prédation (D : prédation directe ; I : prédation indirecte ; N : pas de prédateur) et de la composition en espèces de litières du paquet (blanc : aulne ; noir : chêne ; gris : mélange).

On observe par ailleurs une augmentation de la décomposition et de la densité de détritvres le long d'un gradient de pression de prédation (prédation directe, prédation indirecte, et détritvres sans prédateurs) (figures 1 et 2). Toutefois les différences ne sont significatives qu'entre les extrémités de ce gradient (absence de prédation *vs.* prédation directe). Par contre, l'interaction significative entre le traitement de prédation et la diversité des litières (table 1) indique que l'effet de la prédation n'est pas identique entre monocultures et mélanges ou inversement.

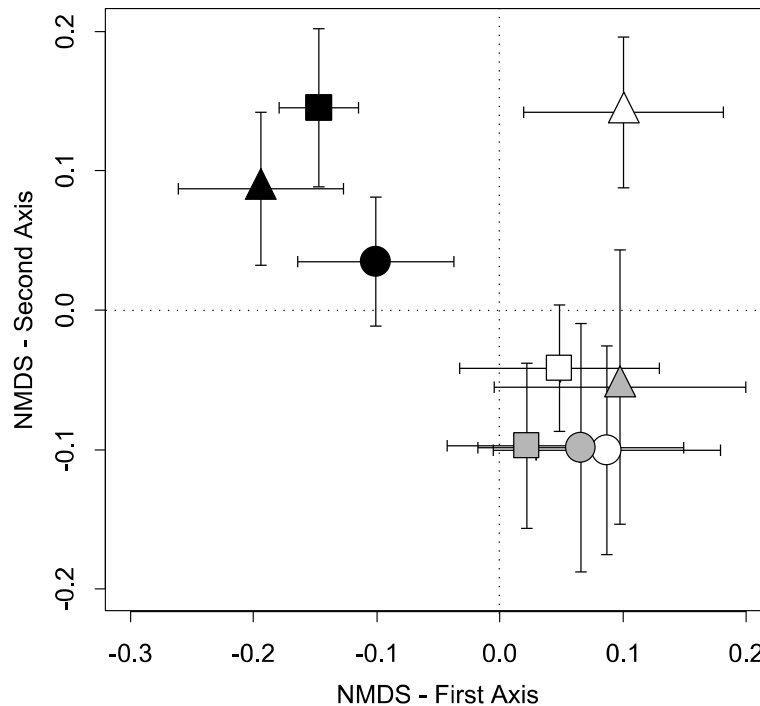


Figure 3 : Plan factoriel constitué des deux axes de la NMDS. Les moyennes des coordonnées sur les deux axes sont représentées par des cercles (pas de prédateurs), des carrés (prédation indirecte) et des triangles (prédation directe) de différentes couleurs correspondant à la composition en espèce de paquets de litière (blanc : aulne ; noir : chêne ; gris : mélange). Les barres d'erreur correspondent à l'erreur standard sur les deux axes 1 et 2.

Cette interaction est essentiellement due au fait que les effets de diversité des litières, comme observé dans des études antérieures, n'apparaissent pas en l'absence de macroinvertébrés détritivores (fines mailles) et sont liés à leur activité de nutrition. Toutefois nous avons également observé que les effets directs du prédateur sur la décomposition de l'aulne sont moins importants lorsque des litières de chêne sont présentes au sein du paquet de litière que dans les monocultures d'aulne. De même si l'on observe une diminution de la biomasse de shredders avec la pression de prédation au sein des monocultures d'aulne, on n'observe aucune différence entre traitements pour les communautés issues de monocultures de chêne et de mélanges de litières. Enfin ces modifications corroborent avec les résultats de la NMDS qui montrent une altération de la composition des communautés due à une prédation directe au sein des monocultures d'aulne, mais pas au sein des autres combinaisons de litières.

Nous concluons que la qualité des litières et la pression de prédation (essentiellement au travers de consommation directe dans notre cas) ont le potentiel d'influencer à la fois la

densité et la composition des communautés de macroinvertébrés détritivores par différents mécanismes (recrutement de différentes espèces en différentes proportions pour les litières, consommation préférentielle de la part du prédateur...) avec d'éventuels impacts sur les processus fonctionnels de l'écosystème. Les mélanges de litières n'influencerait pas directement ces paramètres mais constituerait une combinaison de ressource de qualité (aulne) permettant l'efficacité du processus de décomposition et d'un habitat structuré (chêne) permettant le maintien des communautés de détritivores et des processus face à la perturbation engendrée par la présence du prédateur.

Références

- Åbjörnsson, K., J. Dahl, P. Nyström and C. Brönmark (2000). "Influence of predator and dietary chemical cues on the behaviour and shredding efficiency of *Gammarus pulex*." Aquatic Ecology **34**: 379-387.
- Carlisle, D. M. and C. P. Hawkins (1998). "Relationships between invertebrates assemblage structure, 2 trout species, and habitat structure in Utah mountain lakes." Journal of the North American Benthological Society **17**: 286-300.
- Cuffney, T. F., J. B. Wallace and G. J. Luthart (1990). "Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams." Freshwater Biology **23**: 281-299.
- Fairchild, M. P. and J. R. Holomuzki (2005). "Multiple predator effects on microdistributions, survival, and drift of stream hydropsychid caddisflies." Journal of the North American Benthological Society **24**: 101-112.
- Greig, H. S. and A. R. McIntosh (2006). "Indirect effects of predatory trout on organic matter processing in detritus-based stream food webs." Oikos **112**: 31-40.
- Hart, D. D. and C. M. Finelli (1999). "Physical-biological coupling in streams: the pervasive effects of flow on benthic organisms." Annual Review of Ecology and Systematics **30**: 363-395.
- Hart, D. D. and R. A. Merz (1998). "Predator prey interactions in a benthic stream community: a field test of flow-mediated refuges." Oecologia **114**: 263-273.
- Hieber, M. and M. O. Gessner (2002). "Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates." Ecology **83**(4): 1026-1038.
- Kelly, D. J. and I. Hawes (2005). "Effects of invasive macrophytes on littoral-zone productivity and foodweb dynamics in a New Zealand high-country lake." Journal of the North American Benthological Society **24**: 300-320.
- Kershner, M. W. and D. M. Lodge (1995). "Effects of littoral habitats and fish predation on the distribution of an exotic crayfish, *Orconectes rusticus*." Journal of the North American Benthological Society **14**: 414-422.
- Kominoski, J. S., T. J. Hoellein, J. J. Kelly and C. M. Pringle (2008). "Does mixing litter of different qualities alter stream microbial diversity and functioning on individual litter species?" Oikos **118**: 457-463.
- Malmqvist, B. (1993). "Interactions in stream leaf packs: effects of a stonefly predator on detritivores and organic matter processing." Oikos **66**: 454-462.
- McIntosh, A. R., H. S. Greig, S. A. McMurtrie, P. Nyström and M. J. Winterbourn (2005). "Top-down and bottom-up influences on populations of a stream detritivore." Freshwater Biology **50**: 1206-1218.

- Melillo, J. M., J. D. Aber and J. F. Muratore (1982). "Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics." Ecology **63**: 621-626.
- Nilsson, M. C., K. Olsson, A. Persson, P. Nyström, G. Svensson and U. Nilsson (2008). "Effects of stream predator richness on the prey community and ecosystem attributes." Oecologia **157**: 641-651.
- Ostrofsky, M. L. (1997). "Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates." Journal of the North American Benthological Society **16**(4): 750-759.
- Peckarsky, B. L., A. R. McIntosh, B. W. Taylor and J. Dahl (2002). "Predator chemicals induce changes in mayfly life history traits: a whole-stream manipulation." Ecology **83**: 612-618.
- Power, M. E., W. J. Matthews and A. J. Stewart (1985). "Grazing minnows, piscivorous bass and stream algae: dynamics of a strong interaction." Ecology **66**: 1448-1456.
- Reice, S. R. and M. Wohlenberg (1993). Monitoring freshwater benthic macroinvertebrates and benthic processes: Measures for assessment of ecosystem health. Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. M. S. Rosenberg and V. H. Resh. New York, Chapman & Hall: 287-305.
- Richardson, J. S. (1992). "Food, microhabitat, or both? Macroinvertebrate use of leaf accumulations in a montane stream." Freshwater Biology **27**: 169-176.
- Rosemond, A. D., C. M. Pringle, A. Ramirez and M. J. Paul (2001). "A test of top-down and bottom-up control in a detritus-based food web." Ecology **82**(8): 2279-2293.
- Sanpera-Calbet, I., A. Lecerf and E. Chauvet (2009). "Leaf diversity influences in-stream litter decomposition through effects on shredders." Freshwater Biology **54**: 1671-1682.
- Schmitz, O. J., A. P. Beckerman and K. M. O'Brien (1997). "Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions." Ecology **78**: 1388-1399.
- Suttle, K. B., M. E. Power, J. M. Levine and C. McNeely (2004). "How fine sediments in river beds impairs growth and survival of juvenile salmonids." Ecological Applications **14**: 969-974.
- Swan, C. M. and M. A. Palmer (2006). "Preferential feeding by an aquatic consumer mediates non-additive decomposition of speciose leaf litter." Oecologia **149**: 107-114.
- Townsend, C. R., A. G. Hildrew and K. Schofield (1987). "Persistence of stream invertebrate communities in relation to environmental variability." Journal of Animal Ecology **56**: 597-613.
- Venturelli, P. A. and W. M. Tonn (2005). "Invertivory by northern pike (*Esox lucius*) structures communities of littoral macroinvertebrates in small boreal lakes." Journal of the North American Benthological Society **24**: 904-918.
- Wallace, J. B., S. L. Eggert, J. L. Meyer and J. R. Webster (1997). "Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs." Science **277**(5322): 102-104.
- Wallace, J. B. and J. R. Webster (1996). "The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function." Annual Review of Entomology **41**: 115-139.
- Wiseman, S. W., S. D. Cooper and T. L. Dudley (1993). "The effects of trout on epibenthic odonate naiads in stream pools." Freshwater Biology **30**: 133-145.

TABLE DES ILLUSTRATIONS

LISTE DES FIGURES

Introduction

Figure 1 : Représentation schématique simplifiée des chaînes trophiques autotrophe et hétérotrophe

Figure 2 : Relations hypothétiques entre la richesse spécifique et le niveau d'expression d'un processus de l'écosystème

Figure 3 : Réseau trophique simplifié d'un cours d'eau hétérotrophe de tête de bassin

Figure 4 : Nombre cumulé d'articles par année ayant comme sujet les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

Figure 5 : Proposition schématique des interactions potentielles, trophiques et non-trophiques, pouvant altérer la décomposition des litières en cours d'eau de tête de bassin

Figure 6 : Principe de la méthode des sacs à litière avec différents types de maille

Figure 7 : Microcosme utilisé pour la culture d'hyphomycètes aquatiques

Figure 8 : Conidies des espèces d'hyphomycètes utilisées au cours de l'expérience du chapitre 3

Chapitre 1

Figure 1.1 : Masse restante moyenne pour chaque espèce de litière dans les différents types de sacs à litière.

Figure 1.2 : Effet de la diversité du paquet de litière sur la décomposition de chaque espèce dans les différents types de sacs à litière.

Figure 1.3 : Communautés de shredders associées aux différents types de sacs à litière (Deux premiers axes de la NMDS).

Chapitre 2

Figure 2.1 : Influence de la présence de litières d'aulne et de noyer au sein d'un paquet de litière sur les taux de consommation et la biomasse fongique observés sur les autres espèces du même paquet de litière.

Figure 2.2 : Influence de la présence de litières de bouleau au sein d'un paquet de litière sur les communautés fongiques (composition et diversité de Shannon) observées sur les autres litières du même paquet.

Figure 2.3 : Relation entre la biomasse fongique et le taux de consommation des litières par *Gammarus fossarum*.

Chapitre 3

Figure 3.1 : Représentation schématique des interactions au sein du réseau trophique utilisé lors de l'expérience.

Figure 3.2 : Perte de masse moyenne des litières en fonction de la diversité des organismes décomposeurs (champignons et macroinvertébrés) et de la présence d'un prédateur (truite fario).

Figure 3.3 : Performance des macroinvertébrés détritivores en fonction de leur diversité, de celle des hyphomycètes aquatiques, et de la présence d'un prédateur (truite fario).

Chapitre 4

Figure 4.1 : Communautés d'hyphomycètes aquatiques associées à différents types de litières pour différents sites répartis le long d'un gradient de latitude (deux premiers axes de la NMDS).

Figure 4.2 : Richesse spécifique standardisée en hyphomycètes aquatiques pour des sacs à litières de maille différentes le long d'un gradient de latitude.

Figure 4.3 : Richesse spécifique standardisée en hyphomycètes aquatiques pour différents types de litières le long d'un gradient de latitude.

Conclusion générale

Figure 9 : Schéma conceptuel présenté en Introduction générale

LISTE DES TABLEAUX

Introduction générale

Tableau 1 : Tableau de la troisième édition de *Hortus Gramineus Woburnensis* (HGW) présentant les densités de plantes dans 9 des unités expérimentales de son expérience.

Tableau 2 : Membres du projet Biocycle

Chapitre 1

Tableau 1.1 : Résultats de l'ANOVA testant les effets respectifs de la diversité et la composition en espèces du paquet de litière, ainsi que de la taille de la maille du filet sur les pertes de masses de litière.

Tableau 1.2 : Résultats de l'ANCOVA testant les effets respectifs de la diversité et la composition en espèces du paquet de litière, ainsi que de la taille de la maille du filet sur les communautés de macroinvertébrés détritivores (richesse spécifique et densité).

Chapitre 2

Tableau 2.1 : Résultats de l'ANOVA testant les effets de l'identité de la litière ainsi que la diversité et la composition en espèces du paquet de litière dont elle est issue sur les taux de consommation par *Gammarus fossarum*, la biomasse, diversité et composition en espèces des communautés fongiques qui y sont associées.

Chapitre 3

Tableau 3.1 : Résultats de l'ANOVA testant les effets de la composition en espèce et la diversité à 3 niveaux trophiques (champignons, macroinvertébrés et prédateur) sur les pertes de masse des litières.

Tableau 3.2 : Résultats de l'ANOVA testant les effets de la composition en espèce et la diversité à 3 niveaux trophiques (champignons, macroinvertébrés et prédateur) sur la performance des macroinvertébrés détritivores (LPE).

Chapitre 4

Tableau 4.1 : Localisation des cours d'eau et espèces de litières utilisées pour chaque site du gradient de latitude.

Tableau 4.2 : Résultats de l'ANOSIM testant les effets de la taille de la maille du filet et l'identité de la litière sur les communautés fongiques.

Tableau 4.3 : Tableau ANOVA du modèle testant une relation polynomiale entre la richesse spécifique des hyphomycètes aquatiques et la latitude.

LISTE DES ENCADRES

Introduction

Encadré 1 : Exemples de différentes mesures de la biodiversité

Encadré 2 : Complémentarité vs. Effet de sélection dans les études portant sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

Encadré 3 : Classification des cours d'eau de Stahler

LISTE DES APPENDIX

Chapitre 1

Appendix 1.1: Abundance of leaf-eating macroinvertebrates of different taxa in each combination of litter species (A: *Alnus*, F: *Fraxinus*, P: *Pisatacia* and Q: *Quercus*) and different mesh sizes (medium/large)

Chapitre 2

Appendix 2.1 : Proportion relative des espèces fongiques identifiées sur les différents types de litière

Chapitre 4

Appendix 4.1 : Présence des différentes espèces fongiques identifiées dans chaque site le long du gradient de latitude.

Title: Biodiversity and litter decomposition in streams – The influence of trophic interactions

Abstract

Evaluating the consequences of biodiversity loss on the functioning of various ecosystems has recently become a central focus of ecology. By means of 4 experiments carried out in headwater streams, we show that the diversity of the resource, of decomposers and their predators can alter the decomposition process through different mechanisms. Notably we show that concomitant alterations of biodiversity at several trophic levels can have synergistic consequences on the functioning of such ecosystems and litter decomposition rates. These results suggest that taking into account the influence of trophic complexity on community structure and ecosystem functioning is necessary to evaluate formally the consequences of biodiversity loss at a global scale

Key-words: biodiversity, litter decomposition, ecosystem functioning, trophic interactions, aquatic hyphomycetes, benthic macroinvertebrates, predation

AUTEUR : Jérémy JABIOL

TITRE : Biodiversité et décomposition des litières dans les cours d'eau : influence des interactions trophiques.

DIRECTEUR DE THESE : Eric Chauvet

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE :

Salle de conférence du CEMES 29 rue Jeanne marvig (TOULOUSE)

Le 0 novembre 2010

RESUME en français

L'évaluation des conséquences de l'érosion de la biodiversité sur le fonctionnement de divers écosystèmes est récemment devenue une problématique centrale de l'écologie. Par le biais de 4 expériences réalisées dans des cours d'eau de tête de bassin, nous avons montré que la diversité de la ressource, des organismes décomposeurs, et de leurs prédateurs peuvent altérer le processus de décomposition par le biais de différents mécanismes. Notamment, il est montré que des altérations concomitantes de la biodiversité à plusieurs niveaux trophiques peuvent avoir des conséquences synergiques sur le fonctionnement de ces écosystèmes et l'efficacité de la décomposition des litières. Ces résultats suggèrent que l'évaluation formelle des conséquences de l'érosion de la biodiversité nécessite une prise en compte plus systématique de l'influence de la complexité trophique sur la structuration des communautés et sur le fonctionnement des écosystèmes.

TITRE et résumé en anglais au recto de la dernière page

MOTS-CLES

Biodiversité, décomposition des litières, fonctionnement de l'écosystème, interactions trophiques, hyphomycètes aquatiques, macroinvertébrés benthiques, prédation, structure des communautés

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE :

INTITULE ET ADRESSE DE L'U.F.R. OU DU LABORATOIRE :

Ecolab – Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle (UMR 5245)